АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLVI

12

ДЕКАБРЬ

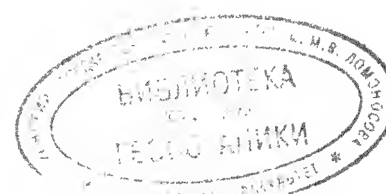


ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1961 ЛЕНИНГРАД

Адрес Редакции: Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1

Издательство Академии наук СССР, Редакция «Ботанического журнала»



ЗАДАЧИ БОТАНИКИ В СВЕТЕ РЕШЕНИЙ XXII СЪЕЗДА КПСС

XXII съезд Коммунистической партии Советского Союза является величайшим событием в истории нашей партии и всего советского народа. Съезд партии подвел итоги грандиозным достижениям во всех областях народного хозяйства, культуры и науки; принял новую программу партии, справедливо названную коммунистическим манифестом современной эпохи. Итоги работ XXII съезда — яркая демонстрация силы и непобедимости идей марксизма-ленинизма. Грандиозные завоевания советской науки гениально предвидел В. И. Ленин.

В принятой на Съезде Программе разработаны теоретические и практические проблемы перехода от социализма к коммунизму. На исключительно высокую роль науки на предстоящем этапе коммунистического строительства указал Н. С. Хрущев. Ученые должны быть на переднем крае по разработке наиболее перспективных проблем в науке, способствующих подъему экономики и культуры страны и развитию теоретических исследований, освещающих путь практике.

Съезд КПСС отметил, что «предстоят крупные сдвиги в развитии всего комплекса биологических наук в связи с потребностями успешного разрешения важнейших проблем медицины, дальнейшего подъема сельского хозяйства». В Программе подчеркивается, что в науке необходимо «шире и глубже развивать мичуринское направление в биологической науке, которое исходит из того, что условия жизни являются ведущими в развитии органического мира».

Задачи в развитии биологических наук, намеченные в Программе КПСС, определяют четкое направление и в области ботанических исследований. При этом особое значение имеет интенсивная разработка основных теоретических проблем науки и изучение природных ресурсов растительного мира в целях их рационального использования, охраны и обогащения.

Одновременно с этим большая роль отводится разработке новых методов исследования, основанных на современных достижениях физики, химии, математики, а также широкому комплексированию всех исследований в области ботаники.

В отношении рационального использования и охраны природных ресурсов растительного мира перед ботаниками нашей страны стоят грандиозные задачи. Необходимо, в частности, осуществить широкий анализ природной и культурной флоры Советского Союза. Систематическому, эколого-физиологическому и биохимическому изучению должны быть подвергнуты не только высшие растения, но и морские, пресноводные и почвенные водоросли и грибы, являющиеся источниками питания, объектами культуры и технической переработки, а также антибиотиками или возбудителями многих болезней сельскохозяйственных культур, животных и человека.

Дальнейшее изучение растительного покрова СССР как одного из элементов производительных сил нашей страны является одной из важнейших задач.

Исследования такого рода должны проводиться совместно с зоологами, почвоведами и микробиологами. Изучение природных комплексов

в первую очередь должно осуществляться в районах нового хозяйственного освоения, в Сибири и в Казахстане.

Наряду с этим необходимо усилить работы по крупномасштабному картированию растительного покрова, что сыграет важную роль в развитии сельскохозяйственного производства, использовании естественной кормовой базы отечественного животноводства и для выяснения возможностей рационального управления сменами растительного покрова.

Предусмотренное Программой КПСС широкое развитие самых различных отраслей народного хозяйства в ближайшее двадцатилетие предопределяет самое разностороннее, самое полное использование богатейших растительных ресурсов на всей территории советской страны. В этом плане особо большое значение приобретают работы по комплексному использованию растительных ресурсов, поскольку на территории СССР произрастают в диком состоянии сотни и тысячи ценнейших кормовых и медоносных, лекарственных и витаминоносных, дубильных и красительных, смолоносных и камеденосных, ароматических и масличных, а также разнообразных пищевых, плодовоягодных, орехоносных и декоративных растений.

Фронт ботанической науки все более расширяется и открываются совсем новые аспекты в использовании растительных ресурсов. Даже среди культурных и давно известных растений, как показывает пример широкого внедрения кукурузы, открываются большие возможности в растениеводстве. Большие и ответственные задачи стоят перед растениеводами и ботаниками в деле решительной борьбы с травопольной системой, которая, как указывает Н. С. Хрущев, «стала тормозом в осуществлении планов развития сельского хозяйства». В ближайшие годы работы ботаников по изучению водорослей и других возможных источников питания и регулирования воздушной среды, физиологии и экологии фотосинтеза приобретут большое значение в разработке основных проблем космической биологии.

На основе общей теории акклиматизации и интродукции растений должны быть разработаны биологические основы мероприятий по реконструкции природных ресурсов.

В едином комплексе с работами по организации рационального использования и охране растительного мира необходимо расширить исследования по сравнительной эволюционной морфологии, филогенетической систематике растений, по изучению процесса видо- и формообразования, а также по разработке физиологических и биохимических основ важнейших процессов жизнедеятельности растений в связи с их приспособлениями к различным условиям существования. Все большее значение приобретает и изучение роли микроэлементов в жизни растений.

Задачи, выдвинутые в Программе партии, требуют дальнейшего подъема и целеустремленности в разработке теоретических основ ботанической науки. Необходимо обратить особое внимание на составление коллективных капитальных справочников по ведущим разделам ботаники, а также методическим пособиям, которые явятся средством координации ботанических исследований в СССР.

Важнейшая задача, поставленная XXII съездом «добиться в развитии советской науки такого уровня, который позволил бы завоевать передовые позиции по всем основным направлениям мировой науки и техники», — будет успешно выполнена.

Замечательные слова Н. С. Хрущева «Наши цели ясны, задачи определены, за работу, товарищи! За новые победы коммунизма!», сказанные им на заключительном заседании XXII съезда партии, стали девизом для советского народа, для всех ботаников нашей необъятной Родины.

Г. М. Зозулин

О СОЗДАНИИ ДОНСКОГО СТЕПНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА

(Получено 7 XII 1960)

Закон об охране природы в РСФСР, принятый сессией Верховного Совета РСФСР 27 октября 1960 г., предусматривает разные формы охраны ландшафтов и естественного растительного покрова, в том числе и создание государственных заповедников, территория которых навечно изымается из хозяйственного использования в научно-исследовательских и культурно-просветительных целях.

Существующая сеть государственных заповедников РСФСР далеко не охватывает даже основных зональных ландшафтов Советского Союза. Наиболее серьезным пробелом является полное отсутствие заповедников в степной зоне РСФСР.

Парадоксальным является тот факт, что наиболее катастрофически исчезающий зональный естественный тип растительности — степи — до сих пор не попал в число объектов государственного заповедания. Степные целины Центрально-Черноземного заповедника лежат в лесостепной зоне и являются по существу лугами, в сильной степени остепненными. Небольшие по размерам целинки, сохраняющиеся как академические заповедники в УССР, ни в какой степени не компенсируют и не оправдывают отсутствие степных государственных заповедников в РСФСР. Огромные пространства степной зоны в пределах Российской федерации, от Дона до Иртыша и от южных отрогов Среднерусской возвышенности до северных склонов Кавказских гор, представляют белое пятно на карте размещения государственных заповедников РСФСР. И это в то время, когда эти пространства являются территорией активнейшей хозяйственной деятельности, когда остатки степных целин интенсивно распахиваются и близок тот момент, когда заповедывать естественные степные ландшафты будет поздно.

В Законе об охране природы в РСФСР отмечается: «Подлежат охране типичные ландшафты, редкие и достопримечательные объекты живой и неживой природы как характерные или как уникальные примеры природных условий отдельных зон и физико-географических областей, ценные в научном, культурно-познавательном и оздоровительном отношениях». Вне всяких сомнений, что отдельные остатки степных целин являются сейчас одними из наиболее нуждающихся в охране объектов из числа характерных, и в то же время ставших уникальными, элементов природных условий обширной степной зоны.

Еще в дореволюционной России неоднократно ставился вопрос о заповедании и охране памятников природы и, в частности, степей. Одно из наиболее ярких выступлений 1910 года по этому поводу принадлежит И. П. Бородину, бывшему в то время президентом Русского ботанического общества: «. . .мы уже поняли необходимость охранять памятники нашей

старины; пора нам проникнуться сознанием, что важнейшими из них являются остатки той природы, среди которой складывалась наша государственная мощь, жили и действовали наши отдаленные предки. Растерять эти остатки было бы преступлением. . . Это такие же уникумы, как картины, например, Рафаэля. Уничтожить их легко, но воссоздать нет возможности». Однако в условиях капиталистической России создать вообще государственные заповедники, в частности степные, не представлялось возможным.

Значение степных заповедников усиливается еще тем, что практически только на территории нашей страны в типичном выражении представлен ландшафтный комплекс равнинных степей Евразии. Сохраняющиеся даже небольшие по размерам степные целины представляют золотой фонд наших национальных богатств. В связи с этим акад. Б. А. Келлер писал в 1931 г.: «. . .история наших степей есть только неразрывная часть истории не только нашей, но и всей европейской природы. Вот почему в сохранении степных заповедников заинтересована общеевропейская, а вместе и мировая наука. Нет сомнения, что по мере усиления наших сношений с заграницей, наши заповедные степные участки сделаются местами частого паломничества для западно-европейских ученых». Слова Келлера полностью подтвердились в наши дни, о чем свидетельствует хотя бы опыт лесостепного Центрально-Черноземного государственного заповедника (Зозулин, 1958; Голубев, 1960). Интересно заметить, что по просьбе иностранных участников делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества 1957 г. степные целины этого заповедника были центральным пунктом экскурсий иностранных ботаников. В 1958 г. это же повторилось и для участников Всесоюзного съезда почвоведов.

Мне нет нужды подробно останавливаться на других аспектах значения степных заповедников. Отмечу только, что в общественно-историческом плане заповедные степи представят ценнейший исторический экспонат, образец тех производительных сил, на базе которых жили и работали наши предки на юге нашей страны. В научном плане заповедные степи явятся неоценимым эталоном, живой лабораторией зональной природы, комплексное изучение которой даст новые данные о процессах образования черноземов, плодородии почв, формировании естественного растительного покрова, отвечающего комплексу условий зональной внешней среды, позволит углубить сведения о характере приспособлений растений к засушливым условиям и малоснежной зиме, даст новые данные о взаимовлияниях растений и животных и т. д. В хозяйственном плане, для практики народного хозяйства, заповедные степи представят резерват для сохранения и воспроизводства ценных кормовых, лекарственных, медоносных, технических и других полезных растений, послужат базой для увеличения численности ценных степных птиц (дрофа, стрепет и др.), дадут материал для декоративного цветоводства и т. д. Научные исследования на заповедных степях дадут возможность выработать ряд практических рекомендаций по созданию продуктивных травосмесей, посеву и биологии полезных растений, улучшению плодородия почв, лесоразведению в степи и т. д. В учебно-воспитательном плане заповедные степи будут служить общим целям воспитания любви к родной природе, представят собою ценную базу для полевой практики студентов, географов, биологов, почвоведов, базу для школьных экскурсий, туристических и краеведческих мероприятий. И, наконец, в культурно-эстетическом плане степные заповедники будут служить источником вдохновения многих писателей, художников, музыкантов и местом отдыха многих любителей природы родного края.

В свете изложенного выше, одним из первых мероприятий по расширению сети государственных заповедников РСФСР на основе Закона об охране природы в РСФСР является создание степных государственных заповедников, которые по возможности представят основные зональные и провинциальные типы степей нашей страны. В качестве первоочередного практического мероприятия нами предлагается создание Донского степного государственного заповедника, который представит образцы ландшафтной природы степной зоны в пределах европейской территории РСФСР.

В районе Нижнего Дона, на территории Ростовской области располагались в прошлом степи трех зональных типов: разнотравно-дерновиннозлаковые, дерновиннозлаковые и полынно-дерновиннозлаковые (названия приводим по «Геоботанической карте СССР», 1956). Соответственно в почвенном отношении эти типы приурочены к обыкновенным черноземам, южным черноземам и к светлокаштановым почвам. Здесь же выделяется и особый вариант разнотравно-дерновиннозлаковых степей на приазовских черноземах.

Вопрос о создании на Дону степных заповедников был поднят И. В. Новопокровским еще в 1911 г. и широко поставлен в 1918 г., когда на заседании Новочеркасского отделения Русского ботанического общества от 4 ноября был заслушан доклад К. М. Залесского на тему: «О степных станциях и заповедниках». Докладчик базировался на большом собственном материале по обследованию донских степей, опубликованная часть которого вошла в число классических работ по описанию степей (Залесский, 1918а, 1918б). В резолюции Общества, в частности, отмечалось: «В целях более успешного изучения природы Донского края, что важно не только для науки, но и для поднятия местного сельского хозяйства, необходимо сохранение в качестве заповедников ряда участков целинных степей, этого ценнейшего, почти повсеместно исчезнувшего памятника природы. Сделать это необходимо немедленно, пока еще не поздно, так как целинным степям Донского края и, в частности, наиболее сохранившимся из них, степям западных коннозаводств, грозит опасность быть распаханными» (Новопокровский, 1919). В комиссии по выделению мест под степные заповедники принимали участие крупные ученые ботаники и почвоведы (И. М. Крашенинников, И. В. Новопокровский, Б. Н. Полынов, К. М. Залесский, А. Ф. Флеров, В. М. Арциховский, В. Н. Вершковский и др.). В результате было предложено заповедать 6 участков, представляющих основные типы и варианты донских степей. К сожалению, ценное начинание осталось без реализации.

В последующие годы И. В. Новопокровский (1923, 1928, 1931; Новопокровский и Богданов, 1927) неоднократно возвращается в своих трудах к вопросам организации степных заповедников на Дону. В более позднее время о донских заповедниках говорит известный степевед А. П. Балаш (1947, 1960) и этим же неоднократно, хотя до сих пор и безрезультатно, занимается Ростовское отделение Всесоюзного ботанического общества. О необходимости создания Донского степного заповедника находим материалы также в работе специальной комиссии Академии наук СССР (Лавренко и др., 1958).

Хотя многие прекрасные образцы донских степей к нашему времени распаханы (в частности, степи в районе ст. Целина, почти вся Аксайская степь, степи в северных районах Ростовской области и др.), сейчас еще не поздно организовать степной заповедник на территории Нижнего Дона.

На расширенном заседании 15 ноября 1960 г. Ученого совета Биолого-почвенного факультета Ростовского государственного университета вместе с Ростовскими отделениями всесоюзных обществ: ботанического, почвоведов, энтомологического, Всероссийского общества содействия охране природы и озеленению населенных пунктов и представителями ряда городских и областных институтов и учреждений была принята особая резолюция с предложением, в качестве первого мероприятия в связи с За-

коном об охране природы в РСФСР, создания в кратчайший срок Донского степного государственного заповедника. Поскольку в задачу создания такого заповедника входит заповедание основных зональных типов и вариантов степей этого края и учитывая невозможность заповедания в одном массиве необходимой территории, предлагается ввести в состав единого Донского степного государственного заповедника 5 разобщенных участков, из которых один будет представлять основную базу, где расположится основной штат и научный отдел заповедника, а на остальных будут сооружены кордоны, в которых будут жить охранники-наблюдатели, входящие в штат единого заповедника. Напомним, что такой опыт себя вполне оправдал в Центрально-Черноземном государственном заповеднике, состоящем из трех разобщенных массивов, к которым проектируется дополнительное подключение ряда других участков (Лавренко и др., 1958).

В состав Донского степного государственного заповедника предлагается включить следующие участки:

а) Участок (или 2—3 участка) в северных районах Ростовской области (Кашарский, Боковский или Мигулинский районы) общей площадью до 500 га. Разнотравно-дерновиннозлаковые степи с большой примесью луговых видов на обыкновенном черноземе желательно в комплексе с байрачными лесами. Этот участок необходим, но его выбрать труднее, чем остальные, хотя в ряде совхозов здесь сохранились до наших дней выпасаемые и сенокосные целины площадью до 200—300 га.

б) Участок западных сальских степей в Целинском или Сальском районах Ростовской области площадью до 500 га. Типичные разнотравно-дерновиннозлаковые степи на черноземах приазовского типа. Хотя большинство наиболее красочных степей такого типа в Целинском районе распахано, но, по последним сообщениям А. П. Балаша, на территории конных заводов еще можно иметь пригодный для заповедания участок.

в) Персияновская степь вблизи г. Новочеркасска, на сохранившихся и ныне целинах так называемой Артиллерийской степи старых авторов (Арциховский, 1919). Здесь легко можно выбрать из земель госфонда участок до 500 га сравнительно хорошо сохранившейся целины на приазовском черноземе с ксерофитным вариантом приазовских разнотравно-дерновиннозлаковых степей (Балаш, 1960).

г) Северное побережье и восточная часть озера Маныч-Гудило с Чекалдинскими островами на нем. Район дерновинно-злаковых и полынно-дерновиннозлаковых степей разных вариантов на южных черноземах и светлокаштановых почвах. Здесь под заповедник нужно выделить до 4—5 тыс. га целины из совхозных земель Орловского района Ростовской области и Приютненского района Калмыцкой АССР. Выделение этого участка, помимо заповедания природного комплекса степей, обеспечит охрану мест гнездования полезных охотничьих и редких птиц (чаек, крачек, куликов, уток, лебедей, гусей, пеликанов и др.) и послужит местом восстановления численности и резерватом интродукционного материала этих птиц для обогащения охотофауны края. Участок будет иметь также значение для охраны нерестящихся промысловых рыб. Описание степей этого района имеется в работе И. В. Новопокровского (1931).

д) Участок восточных сальских степей в Зимовниковском или Дубовском районах Ростовской области площадью до 1000 га из земель конных заводов и овцеводческих хозяйств. Здесь еще есть возможность заповедать дерновиннозлаковые и полынно-дерновиннозлаковые степи на южных черноземах и светлокаштановых почвах в комплексе с солонцами.

Донской степной государственный заповедник необходимо включить в систему Главного управления охотничьего хозяйства и заповедников при Совете Министров РСФСР. Неотложность и необходимая срочная оперативность в создании степного заповедника требует включения его организации вне очереди в план расширения сети заповедников РСФСР. Необходимо принятие на общих основаниях принципиального решения о создании Донского заповедника, после чего специальные комиссии на месте установят конкретные заповедные участки и их границы.

В настоящем сообщении мы призываем общественность и научные круги оказать всемерную помощь в быстрейшем создании Донского степного государственного заповедника. Это является делом большой государственной важности и полностью соответствует положениям Закона об охране природы в РСФСР.

ЛИТЕРАТУРА

Арциховский В. (1919). Об организации на Дону степных заповедников и научной станции при них. — Балаш А. П. (1947). Приазовские степи Дона. Тез. докл. по изуч. производит. сил Дона и Сев. Кавказа. — Балаш А. П. (1960). Персияновская заповедная степь. Тр. Ростовск. отд. ВБО, 1. — Бородин И. П. (1910). Охрана памятников природы. Тр. Бот. сада имени Юрьевск. унив., 12. — Геоботаническая карта СССР и пояснительный текст к ней. (1956). — Голубев В. М. (1960). Двадцатипятилетие Центрально-Черноземного государственного заповедника им. проф. В. В. Алехина. Бот. журн., 9. — Залесский К. М. (1918а). Залежная и пастбищная растительность Донской области. — Залесский К. М. (1918б). Материалы к познанию растительности Донских степей. — Зозулин Г. М. (1958). Экскурсия ботаников стран народной демократии в Центрально-Черноземный госзаповедник им. проф. В. В. Алехина. Бот. журн., 1. — Келлер Б. А. (1931). Степь как производительная сила природы и значение степных заповедников. В кн.: «Степи ЦЧО». — Лавренко Е. М., В. Г. Гептнер, С. В. Кириков, А. Н. Формозов. (1958). Перспективный план географической сети заповедников СССР. Охрана природы и заповедн. дело в СССР, 3. — Новопокровский И. В. (1911). О сохранении целинной степи для почвенных и ботанических наблюдений и об организации при опытных полях защитных участков целины. Тр. Обл. совещ. по опытн. делу в Новочеркасске в 1911 г. — Новопокровский И. В. (1919). Краткий отчет о деятельности Новочеркасского отделения Русского ботанического общества по организации на Дону степных заповедников. Журн. Новочеркасск. отд. Русск. бот. общ., 1, 1. — Новопокровский И. В. (1923). Об организации заповедников на Юго-Востоке. Тр. Юго-Вост. план. ком., 3. — Новопокровский И. В. (1928). К вопросу об устройстве на Дону и Северном Кавказе степных заповедников. «Краевед. на Сев. Кавказе», 3—4. — Новопокровский И. В. (1931). Растительность Сал-Манычского водораздела и Приманычской низменной степи в районе озера Гудило. — Новопокровский И. В. и В. М. Богданов. (1927). К организации степного заповедника в Донецком округе.

Ростовский
государственный университет.

ON THE URGENCY OF THE ORGANIZATION OF A STATE STEPPE RESERVATION IN THE DON BASIN

By G. M. Zozulin

SUMMARY

In compliance with the Nature Protection Law recently passed in the R.S.F.S.R., the necessity of protective measures for the preservation of the tracts of virgin steppe still persisting in the Steppe Zone is emphasized. The organization of a state steppe reservation in the Don basin is considered to be one of the most important and immediate of these measures. The tracts of virgin land are described and characterized that, in the author's opinion, should be included in this reservation.

И. Т. Васильченко

О СООТНОШЕНИИ ОНТОГЕНЕЗА И ФИЛОГЕНЕЗА У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

С 2 рисунками

(Получено 10 VI 1961)

Наблюдая за развитием растений из проросших семян, мы часто замечаем удивительную картину смены форм листьев по мере хода онтогенеза растений. Подобная смена имеет место, конечно, и в отношении целого ряда других особенностей растительного организма, внешних и внутренних, но в данном случае мы остановим свое внимание именно на листьях. Листья претерпевают особенно наглядные и интересные изменения, особенно в случаях, когда первые более просто организованные листья сменяются последующими усложненными, как это часто имеет место у представителей сем. Бобовых, Розоцветных, Маслинных и многих других. Само по себе это явление было давно известно в ботанической (в частности растениеводческой) литературе, но до последнего времени оно обычно объяснялось с позиций известного биогенетического закона Мюллера—Геккеля (1940).

В свете этого закона, первичные [1] просто организованные листья рассматривались как своего рода остаточные, древние формы листьев. А листья последующие, усложненные, считались более новыми формами листьев, прогрессивными.

Отдельные авторы выражали свое несогласие с подобной трактовкой интересующего нас явления, как например Дильс (Diels, 1906), В. И. Талиев (1915) и некоторые другие авторы. Но эти возражения не особенно охотно воспринимались ботаниками, тем более, что были известны примеры проявления более древних листовых форм именно в первый период развития растений из проросших семян и представлялась несомненной смена этих более древних форм листовыми образованиями явно вторичного, позднейшего происхождения. Вспомним хотя бы известные примеры смены первичных сложных листьев у акаций позднее появляющимися филлодиями или смену первичной игловидной хвои у видов *Biota*, *Thuja*, *Juniperus* хвоей вторичной, позднейшей, метаморфизированной чешуевидной. Примеры эти обошли все ботанические учебники.

Тем не менее подвести все случаи смены листьев в онтогенезе под указанную только что схему оказалось невозможным и выяснилось, что в самый ранний период развития растений у них (наряду с отмеченным выше явлением удержания древних признаков) имеет место также и появление новообразований, о чем см. у Б. М. Козо-Полянского (1937), а также у А. Л. Тахтаджяна (1954), где сведена критика положений биогенетического закона в его старой («классической») трактовке. Здесь уместно будет вспомнить известные высказывания Дарвина (1937 : 533), который

[1] Как нередко называют первые листья молодых растений (т. е. всходов).

писал: «Несходство эмбрионального развития не указывает на разность происхождения потому, что в одной из двух групп некоторые стадии развития или могут быть подавлены или же настолько изменены вследствие приспособления к новым условиям жизни, что становятся неузнаваемыми». В другом месте Дарвин (1882 : 423) отмечал большую пластичность ювенильных форм растений (сеянцев), потому что «для них в высшей степени важно иметь способность как можно быстрее и совершеннее осваиваться с окружающими их условиями». Это положение позднее было блестяще доказано на многих примерах И. В. Мичуриным (1948).

Исходя из сказанного мы попытаемся дать объяснение одному из частных моментов интересующего нас явления — смене листовых форм в онтогенезе высших растений. Остановимся на некоторых примерах, которые могли бы пояснить сущность наших воззрений в данном случае. Если мы возьмем группу родственных видов, относящихся, например, к одному и тому же роду или секции и ознакомимся с ранневозрастными изменениями формы листьев у этих видов, то придем к заключению, что эти изменения протекают неодинаково у различных видов, хотя бы во взрослом состоянии эти виды и обладали листьями одинаковой (или более или менее одинаковой) степени сложности.

Обратимся, например, к роду *Sophora* (в объеме, принятом во «Флоре СССР», т. XI) и остановим свое внимание на следующих видах этого рода:

1) *S. japonica*. Дерево субтропических лесов Китая, у нас — в культуре на юге. Во взрослом состоянии обладает листьями с 4—6(7) парами листочков и одним верхушечным, т. е. листочки здесь имеются в числе 9—13(15).

2) *S. alopecuroides*. Многолетник-мезофит, многолетняя трава, встречающаяся в долинах рек, лиманах, а в плакорных условиях — в степях и равнинных пустынях только при высоком стоянии грунтовых вод. Встречается на юге европейской части СССР, на Кавказе, в Средней Азии, на юге Западной Сибири, за пределами СССР — в Иране и Афганистане. Листочки в числе 11—25.

3) *S. pachycarpa*. Многолетник-ксерофит, обитает в пустынных предгорьях и в полынных и эфемеровых пустынях на лёссовой и песчаной почвах. Распространен в Средней Азии (к югу от линии Аральское море—Балхаш), за пределами нашей страны известен в Иране и Афганистане. Листья с 13—25 листочками.

Как видим, листья взрослых растений у всех названных выше трех видов приблизительно одинаковой сложности. Но если мы обратимся к ювенильной фазе, то встретим нечто другое: у *S. japonica* первые листья перистосложные, у *S. alopecuroides* они тройчатые, перистосложные листья здесь появляются в ходе индивидуального развития растения только позднее. А у *S. pachycarpa* значительное количество листьев всходов даже простые, затем они сменяются тройчатыми и лишь потом появляются листья перистосложные (рис. 1).

Здесь, таким образом, мы можем построить, основываясь на характере гетерофилии у ювенильных форм, своеобразный ряд, отражающий редукцию первых или (как их иногда называют) первичных листьев у названных выше видов софоры. Ряд этот будет иметь следующее построение (от более сложных первичных листьев к более простым): *S. japonica* → *S. alopecuroides* ↦ *S. pachycarpa*.

Этот ряд есть не только морфологический; он есть ряд и экологический, показывающий ухудшение условий местообитания названных видов в сторону ксерофилизации. Это есть ряд и эволюционный, он демонстрирует направление эволюции от более древнего типа (*S. japonica*) к типу прогрессивному, молодому — *S. pachycarpa*.

Перейдем к роду *Glycyrrhiza*, недавно монографически обработанному Е. А. Кругановой (1955).

Система основной секции этого рода (*Euglycyrrhiza*) начинается известным видом *G. glabra*, характеризующимся обширным евразиатским ареалом и широчайшим экологическим диапазоном. Это растение во взрослом состоянии имеет листья о 7—21 листочках. Затем следует сибирско-среднеазиатский вид *G. uralensis*, заходящий в Центральную Азию и свойственный солонцеватым степям и долинным солончаковым лугам и даже солончакам. Листья у этого вида о 7—17 листочках. Далее идет *G. aspera* — вид с ареалом, близким к ареалу предыдущего вида, растет в сухих степях и полупустынных полынно-злаковых и полынных фитоценозах, на почвах более или менее засоленных, на песках, заходит в солянковую пустыню. Листочки в числе 5—11. Как видно из изложенного, во взрослом состоянии растения названных видов мало отличаются друг от друга по степени сложности листьев и дают заходящие показатели количества листочков листа. Если же мы обратимся к рассмотрению ювенильных фаз этих видов, то можем убедиться, что у *G. glabra* первые три листа бывают простыми, затем появляются 2—3 листа тройчатые, сменяющиеся непарноперистыми листьями. У тугайной расы этого вида (*G. violacea*) простым бывает даже только один первый лист, затем следуют 2—3 двойчатых листа, после которых появляются 3—4 листа тройчатых, а за ними непарноперистые листья. У *G. uralensis* всходы несут до 5—6 простых листьев и лишь позднее появляются листья двойчатые (в числе 1—2) и затем тройчатые. Приблизительно такое же явление мы наблюдаем и у *G. aspera*.



Рис. 1. Всходы (*слева направо*): *Sophora japonica* L., *S. alopecuroides* L., *S. pachycarpa* Schrenk.

Если же мы обратимся к трехлисточковым видам солодки (группа *Triphyllae*, нередко рассматриваемая в качестве особого рода — *Merisotropis*), то оказывается, что у *G. bucharica* число простых листьев у всходов достигает 10 и более, а у *G. triphylla* оно исчисляется десятками.

Таким образом, основываясь на редукции листьев в ювенильной фазе развития видов *Glycyrrhiza* (рис. 2), мы можем построить следующий редукционный ряд: *G. glabra* (incl. *G. violacea*) (мезофит) → *G. uralensis* (мезоксерофит) → *G. bucharica* (горный ксерофит) → *G. triphylla* (равнинный ксерофит). Этот ряд опять-таки можно рассматривать и как морфологический, и как экологический, и как эволюционный, показывающий направление эволюционного процесса от типа более древнего (*G. glabra*) к типу молодому прогрессивному (*G. triphylla*).

Прорастание некоторых (к сожалению, немногих!) видов рода *Thermopsis* изучалось нами (1937б), а затем монографом рода З. Чефрановой (1958). Во взрослом состоянии все виды этого рода характеризуются тройчатыми листьями. Остановим свое внимание на нижеследующих видах. *Th. dolichocarpa* обладает тройчатыми первичными листьями, а *Th. lanceolata* (и *Th. jacutica*) — простыми, тройчатые листья в этом последнем случае появляются лишь позднее. *Th. dolichocarpa* — вид, распространенный в среднегорной полосе Памиро-Алая в поясе древесно-кустарниковой растительности. *Th. lanceolata* растет в степях, часто солонцеватых, на суходольных лугах также нередко солонцеватых и даже на солончаках в Западной и Восточной Сибири и на северной окраине Средней Азии; отдельные местонахождения его известны в Башкирии, северо-восточная раса этого вида свойственна степным островам долины Лены и Алдана и рассматривается Чефрановой в качестве особого вида (*Th. jacutica*). Чефранова с полным основанием в принятом ею «Кодексе



Рис. 2. Всходы (*слева направо*): *Glycyrrhiza glabra* L., *G. uralensis* Fisch., *G. bucharica* Korsh.

филогенетически более древних признаков» видов рода *Thermopsis* приводит тройчатые первичные листья (наблюдающиеся у *Th. dolichocarpa*). В то же время ряд *Lanceolatae* (куда входят *Th. lanceolata*, *Th. jacutica*) она считает «самой молодой группой», на что прямо указывают простые первичные листья у видов этой группы. Таким образом, наш ряд в данном случае выглядит таким образом: *Th. dolichocarpa* → *Th. lanceolata*.

Подобное же явление установлено нами (1937а), а также Л. Е. Ищенко (1961) для видов рода *Astragalus* и некоторых других родов, относящихся к сем. *Leguminosae*. Приведем аналогичные примеры для представителей некоторых других семейств высших растений.

Система рода *Fraxinus* (сем. *Oleaceae*), согласно Лингсхейму (Lingsheim, 1920), начинается секцией *Ornus* подсекцией *Euornus*, куда входят *F. ornus* и *F. raibocarpa*.

F. ornus распространен по всему Средиземноморью, заходит и в Малую Азию; листья взрослых растений этого вида несут 3—4 пары листочков; у всходов наблюдается 2—3 пары простых листьев, сменяющихся затем

тройчатыми листьями и далее перистыми. *F. raibocarpa* встречается в Средней Азии — в южном Памиро-Алае; у всходов этого вида имеет место значительное количество простых листьев (до 5—6 пар, а возможно и более), и лишь сравнительно поздно здесь появляются тройчатые листья и затем перистые, но даже у взрослых растений листья несут печать упрощения, они обладают лишь 1—2 (реже 3) парами листочков. Наш редукционный ряд в данном случае выразится таким образом: *F. ornus*→*F. raibocarpa*.

Последний вид несомненно является видоизменением ствола *F. ornus*, приспособленным к более суровым, более засушливым условиям существования. Хотя во «Флоре СССР» В. Н. Васильев и указывает, что *F. raibocarpa* растет «в долинных лесах горных рек и склонов к ним», но это не точная формулировка. Типичными местообитаниями этого замечательного ясеня являются именно сухие горные склоны, где он конкурирует с такими ксерофитами, как *Pyrus korshinskyi*, *Lonicera persica*, *Amygdalus bucharica* и т. п. Местами на Западном Гиссаре (в Узбекистане) он формирует особые растительные группировки, оценивавшиеся Н. Ф. Гончаровым как пояс ясеня и ксерофильного клена.

В роде *Pistacia* (сем. *Anacardiaceae*) *P. vera* имеет листья о (1)3—5(7) листочках, *P. mutica* о (3)5—7(9). Первый вид прорастает с подземными семядолями и развивает значительное количество простых листьев, у второго вида (*P. mutica*) семядоли при прорастании выносятся над землею, и уже первые листья видов являются тройчатыми. Эти обе особенности ювенильной фазы дают нам основание отнести *P. mutica* (западно-средиземноморский вид) к формам филогенетически более древним, нежели *P. vera* (восточно-средиземноморский ксерофит).

На основании вышеизложенного мы позволим себе сформулировать некоторые выводы, естественно, подлежащие дальнейшей разработке на более обильном материале и коррективам.

В ранний период развития растений из проросших семян (в ювенильной фазе в виде всходов) растительный организм отличается большой пластичностью и чутко реагирует на окружающие его условия. Это находит свое выражение, в частности, в форме листьев всходов; в ухудшенных условиях существования эти листья во многих случаях становятся менее расчлененными, упрощенными. При этом количество упрощенных листьев подобного типа находится в прямой связи с глубиной перестройки растительного организма в сторону приспособления к новым, ухудшенным, условиям. Нам представляется, что при более глубоком изучении данной корреляции она может быть выражена и числовыми величинами. Однако здесь необходимо отметить, что появление упрощенных первых листьев нередко бывает временным явлением и может быть достигнуто экспериментально, о чем писали еще Б. А. Келлер (1948) и Н. Т. Нечаева (1958). Мы же имеем в виду наследственное, стойкое удержание упрощенной формы первых листьев у различных видов, групп видов и родов растений. При глубокой перестройке это упрощение листовых органов охватывает не только ювенильную фазу, но и позднейший период развития, вплоть до взрослого состояния (неотения).

Количество упрощенных листьев, наблюдающееся в онтогенезе групп родственных видов, является весьма надежным индикатором направления эволюции в данной группе и указывает на филогенетическую древность одних видов и дериватность других. Оно наглядно показывает, как в онтогенезе прокладываются филогенетически новые ветви развития. Изменения растительных организмов в ранний период их развития являются весьма распространенными и благоприятными для растений, так как эти изменения направляются, как бы диктуются растению условиями его существования и чутко «воспринимаются» пластично организованными молодыми растительными организмами. Однако наряду с этими новыми изменениями в ранний период развития у растений иногда удерживаются и некоторые древние особенности, примеры чему были приведены нами выше.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев В. Н. (1952). Сем. Маслиновые — *Oleaceae*. В кн.: «Флора СССР», XV. — Васильченко И. Т. (1937а). Морфология прорастания Бобовых (сем. *Leguminosae*) в связи с их систематикой и филогенией. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 4. — Васильченко И. Т. (1937б). Морфология прорастания некоторых видов *Thermopsis* R. Br. Сов. бот., 2. — Васильченко И. Т. (1945). Род Софора — *Sophora* L. В кн.: «Флора СССР», XI. — Васильченко И. Т. (1948). Неотения у цветковых растений. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 7. — Геккель Э. (1940). Основной биогенетический закон. В кн.: «Основной биогенетический закон». — Дарвин Ч. (1882). Способность растения к движению. — Дарвин Ч. (1937). Происхождение видов. Под ред. Н. И. Вавилова и В. Л. Комарова. — Ищенко Л. Е. (1961). Астрагалы Копет-Дага, их экология, биология, и перспективы хозяйственного использования. — Келлер Б. А. (1948). Основы эволюции растений. — Козо-Полянский Б. М. (1937). Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. — Круганова Е. А. (1955). Обзор видов родов *Glycyrrhiza* L. и *Meristotropis* Fisch. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 11. — Мичурин И. В. (1948). Сочинения, I—IV. — Нечаева Н. Т. (1958). Динамика пастбищной растительности Каракумов под влиянием метеорологических условий. — Талиев В. И. (1915). Опыт исследования видообразования в живой природе. — Тахтаджян А. Л. (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. — Мюллер Ф. (1940). За Дарвина. В кн.: «Основной биогенетический закон»». — Чефранова З. (1958). Материалы к монографии рода Термопсис. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 12. — Diels L. (1906). Die Jugendformen und Blutenreife in Pflanzenreiche. — Lingsheim A. (1920). *Oleaceae*. Pflanzenreich, 72.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

ON THE RELATIONSHIP OF THE ONTOGENESIS AND PHYLOGENESIS IN HIGHER PLANTS

By I. T. Vassilczenko

SUMMARY

It is shown by the author and illustrated by a number of examples that the formation of new taxa in higher plants in many cases is accompanied by definite morpho-biological changes at the early-age period (juvenile stage) of development. Frequently these changes involve the simplification of leaves at the juvenile stage, sometimes also of the leaves developing at later developmental stages, up to the flowering and fructification.

In the latter case the phenomenon is defined as the neotenic transformation of the plant organism. Thus, as it is shown by the author, the changes in the ontogenesis of plants are associated with the development of new phylogenetic branches.

И. М. Культиасов

ЭКОЛОГО-ИСТОРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРОЦЕССОВ ФОРМООБРАЗОВАНИЯ В ПРЕДЕЛАХ РОДА ЭСПАРЦЕТ

С 9 рисунками

(Получено 24 VII 1961)

Как известно, подробная систематическая обработка рода *Onobrychis* Bge. дана в монографии Г. И. Ширяева (Širjaev, 1925—1926), где освещается история изучения рода и излагаются взгляды на происхождение и эволюцию эспарцетов. Эспарцеты Советского Союза обработаны А. А. Гроссгеймом («Флора СССР», т. 13), причем эта обработка следует в основном тем подразделениям, которые установил Г. И. Ширяев. Систематике эспарцетов Кавказа посвящены работы А. А. Гроссгейма (1926, 1928); И. Т. Васильченко (1930); Средней Азии — Б. А. Федченко (1908); И. Т. Васильченко (1938); В. В. Никитина (1947). Большое значение для познания видов рода имеют работы Буассье (Boissier, 1872); Борнмюллера (Bornmüller, 1905, 1915, 1924) и особенно Гандель-Маццетти (Handel-Mazzetti, 1909—1910). Ареал рода также в подробностях изучен Г. И. Ширяевым. Все это дает возможность не пересматривать вопрос систематики рода эспарцет, а взять за основу принятые во «Флоре СССР» (т. 13) общие положения монографии Ширяева.

Взгляды Ширяева на происхождение и эволюцию рода в основном разделяет и М. Г. Попов (1928—1929), основываясь главным образом на изучении ареалов отдельных видов, секций и подродов. Соглашаясь с выводами, сделанными М. В. Культиасовым (1953), мы также считаем, что естественные условия местообитаний не всегда соответствуют требованиям растений для проявления их потенциальной жизнедеятельности и максимальной продуктивности вегетативных и генеративных органов. Это утверждение имеет большое практическое значение в качестве теоретической основы интродукции представителей рода эспарцет. На основе сочетания эколого-географического изучения видов, их систематики и экспериментальных исследований в измененных условиях можно указать на исторические корни происхождения приспособительных структур того или иного вида.

Род *Onobrychis*, согласно монографии Ширяева, включает в себя 123 вида с двумя подродами: подрод *Euonobrychis* Bge. — 64 вида и подрод *Sisyrosema* Bge. — 59 видов. Согласно Гроссгейму (см. «Флору СССР»), мы имеем на территории СССР в первом подроде 38 видов, во втором 24 вида (имеются новые данные по сравнению с монографией Ширяева). Из этих 62 видов 5 относятся к однолетникам и 3 вида — кустарники (точнее подушковидные колючие кустарнички) из секции *Dendrobrychis* DC. первого подрода. Остальные виды — это в основном многолетние растения с более или менее хорошо развитыми побегами и более или менее хорошо облиственные.

Если обратить внимание на характер местообитаний, типичных для эспарцетов, хотя бы в общей форме по «Флоре СССР» (т. 13), то можно отметить, что эспарцеты — это в первую очередь растения среднего пояса гор (до 40% всех видов) или нижнего и среднего поясов (около 22%). Примерно равное количество видов (по 13%) отмечено для равнинных территорий (главным образом европейской части СССР) и для верхнегорного пояса (субальпы и альпы). Несколько меньшее число видов обитает в предгорьях Среднеазиатских гор, Предкавказья и Крыма (примерно 12%).

С другой стороны, чрезвычайно отчетливо выявляется требовательность эспарцетов к почвенным условиям. Значительное число видов (около 30%) подрода *Euonobrychis* произрастает на осыпях, сухих каменистых и щебнистых склонах. Примерно такое же количество видов подрода произрастает на сухих травянистых дерновинных склонах, но тоже как правило, с подпочвой из щебня. Три вида отмечены на песчаном субстрате: *O. micrantha* Schrenk (однолетник) — на супесях; *O. borysthenica* (Sirjaev) Klokov — на песках; *O. novopokrovskii* Vass. — в песчаной полупустыне.

Таким образом, как мы видим, эспарцеты подрода *Euonobrychis* довольно дифференцированы в своих экологических требованиях, но все же главным образом в пределах ксерофильных условий (только для *O. sibirica* Turcz. четко указано — «влажные луга, долины рек, опушки»).

В пределах подрода *Sisyrosema* половина видов произрастает на осыпях, сухих каменистых и щебнистых склонах, а другая половина на травянистых сухих склонах (тоже с преобладанием щебенчатой подпочвы).

По взглядам Ширяева, род эспарцет отделился от более древнего рода *Hedysarum* L. в миоцене после отделения Корсики и Сардинии от материка (конец миоцена—начало плиоцена), но до отделения Кипра (конец плиоцена, Вульф, 1944) и Крита. Центром происхождения рода Ширяев считает Малую Азию и Иран и, видимо, вторичными центрами являются Закавказье, Крым, Афганистан и Белуджистан, Пиренейский полуостров, Северная Африка, Апеннинский полуостров, Северо-Западная Индия, Сирия, Месопотамия.

В начале плиоцена произошла дифференциация рода и выявились его подроды и секции. Принимая во внимание усиление ксерофилизации климата Средиземноморской области, начиная с плиоцена, можно предположить, что подрод *Sisyrosema* со своим более восточным ареалом ярче отражает этот процесс (новейшей секцией подрода является, по Ширяеву, секция *Hymenobrychis*). Подрод *Euonobrychis*, занимающий западную часть ареала рода, после отделения от него подрода *Sisyrosema*, пошел, по-видимому, по пути несколько меньшей ксерофитизации, имея в своем составе виды частично мезофитные, далеко идущие на север (*O. arenaria* [Kit.] DC., *O. tanaitica* Sprengel, *O. sibirica* Turcz.).

Этот подрод надо считать более древней, первичной группой видов; новейшей секцией его Ширяев считает секцию *Eubrychis*.

Литература, посвященная введению в культуру видов рода эспарцет, довольно обширна. Общепризнанным считается, что эспарцет во многих отношениях весьма ценная культура, особенно для районов с засушливым климатом. Однако можно отметить, что из всего видового многообразия рода в настоящее время культивируется сравнительно небольшое число видов и в небольшом количестве сортов.

Так, если обратиться к довольно подробной сводке А. Г. Борисовой (1952), то можно видеть, что более или менее прочно вошли в культуру немногие виды, как-то *O. viciaefolia* Scop. (=*O. sativa* s. l.), особенно в европейской части СССР (Украина), *O. arenaria* (Kit.) DC., *O. altissima* Grossh. и *O. transcaucasica* Grossh. (последние два вида издавна из-

вестны под общим названием эспарцета закавказского — *O. antasiatica* Khin.), *O. iberica* Grossh., введенный в культуру в Закавказье. Глубокое и разностороннее исследование А. А. Матевосяна (1950), которое является обобщением его долголетней работы по эспарцетам, также посвящено сравнительно небольшой группе закавказских видов. В. И. Андрукович (1954) тоже обращает внимание на то, что в настоящее время в СССР возделывается только 4 вида эспарцетов. Ряд агрономических работ посвящен просто «эспарцету», без указания, к какому виду или хотя бы сорту относятся исследования. Но к настоящему времени рекомендовано для культуры сравнительно большое число видов эспарцетов. Если обобщить данные И. Т. Васильченко (1930), А. А. Михеева (1933), Ш. М. Агабабяна (1934), Н. А. Троицкого (1934), В. В. Никитина (1940), А. Ф. Шулындина (1948), А. Г. Борисовой (1952), А. А. Гроссгейма (1952), В. И. Андруковича (1954), С. С. Овезмурадова (1954), то получается, что помимо культивируемых основных четырех-пяти видов, рекомендуется для введения в культуру еще около 22 видов, итого — 26 видов.

Рассмотрим, каково систематическое положение этих 26 видов. К подроду *Euonobrychis* относятся 19 видов, причем к секции *Lophobrychis* Hand.-Mazz. — 2 вида, к новейшей по времени ее обособления секции *Eubrychis* — 17 видов. К подроду *Sisyrosema* относятся только 7 видов, из них — к новейшей секции *Hymenobrychis* 6 и к секции *Anthyllium* Nabelek 1 вид. Таким образом, все культивируемые и подавляющее число рекомендованных видов относятся к молодой секции *Eubrychis* более древнего подрода *Euonobrychis*.

Интересно, что 3 вида — *O. oxytropoides* Bge., *O. petraea* (M. B.) Fisch. и *O. ruprechtii* Grosh. — относятся к древнейшей подсекции секции *Eubrychis*: 1) *O. oxytropoides* Bge. — многолетнее бесстебельное или с укороченными междоузлиями растение, высотой от 6 до 30 см, обитающее в альпийской и субальпийской зонах; 2) *O. petraea* (M. B.) Fisch. — многолетнее растение с вытянутыми междоузлиями, рыхло расположенными по стеблю листьями, обитающее в среднегорном поясе среди зарослей мелких кустарников лесной зоны и 3) *O. ruprechtii* Grossh. — многолетнее растение с сильно укороченными нижними междоузлиями, листьями, собранными в нижней части стебля, обитающее в среднегорном поясе. Только четвертая часть рекомендуемых видов относится к более ксерофитизованному восточному подроду *Sisyrosema*. Секции, к которым относится большинство культивируемых и рекомендованных видов, занимают ареалы, изображенные на карте (рис. 1), заимствованной нами из монографии Ширяева.

Рекомендации для введения в культуру делаются в первую очередь на основании изучения экологии видов в естественных местообитаниях или, реже, на основании испытаний в культуре, но, как правило, в тех же районах, в которых вид произрастает в естественных местообитаниях. Обычно при этом отсутствует анализ эколого-исторических путей развития видов и их приспособительных структур. Мы считаем, что при помощи эколого-географического анализа можно вскрыть некоторые черты экологической пластичности вида, широту его требований к естественным условиям существования, но этим еще не обнаруживаются до конца скрытые, потенциальные приспособительные возможности того или иного растения, которые могут быть выявлены лишь экспериментальным методом, методом культуры в измененных условиях.

Имеется ряд указаний на то, что растения, культивируемые в измененных условиях, значительно повышают свою продуктивность (и в вегетативной и в генеративной сферах) по сравнению с продуктивностью в естественных местообитаниях. Это говорит за то, что эколого-исторические пути развития этих видов сложились таким образом, что в современном состоянии вид вынужден существовать в условиях, которые не обеспечивают полного выявления способностей к максимальной жизнедеятельности и продуцированию зеленой массы, семян, плодов и т. д. Если же такие растения перенести в измененные условия, до некоторой степени напоминающие те условия, в которых складывались организмы предков данного вида, то это позволяет выявить многие свойства их потенциальной приспособительной структуры, направление которой складывалось исторически, а в современных условиях существования она может быть развита со стороны функциональной (М. В. Культиасов, 1953).

Принято считать (Тахтаджян, 1951, и др.), что исходными типами для большей части современных систематических (и экологических) групп

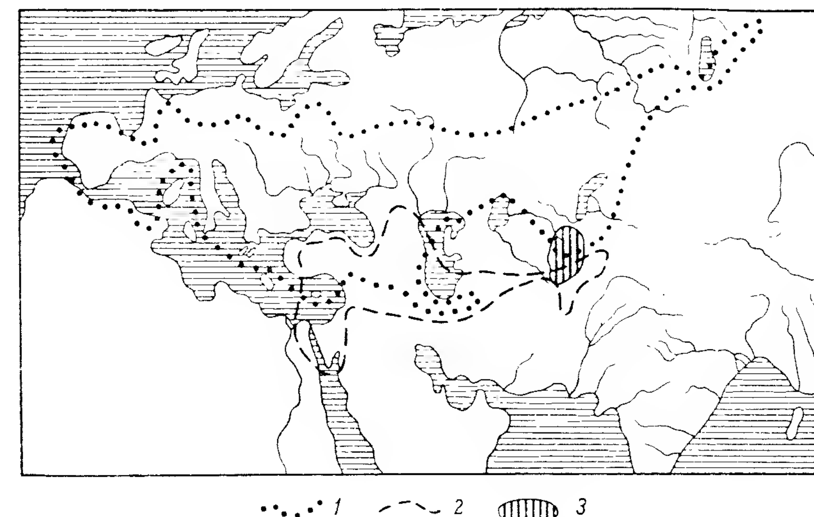


Рис. 1. Ареалы основных секций рода эспарцет (по Г. И. Ширяеву).

1 — секция *Eubrychis* подрода *Euonobrychis*; *2* — секция *Hymenobrychis* подрода *Sisyrosema*; *3* — секция *Anthyllium* подрода *Sisyrosema*.

являются мезофильные формы, которые вообще более пластичны по отношению к изменяющимся условиям существования. Если с этих позиций подойти к изложенным выше взглядам Ширяева на историю рода *Onobrychis*, то можно, видимо, наметить следующие исходные положения для дальнейшей экспериментальной работы:

1. Необходим эколого-исторический анализ путей формообразования в пределах рода эспарцет с применением культивирования отдельных его представителей в измененных условиях для выявления их исторически сложившихся потенциальных возможностей максимального продуцирования. На основе выводов из экспериментальных работ и эколого-географического анализа можно делать более широкие обобщения о путях интродукции исследуемых видов.

2. Нет оснований пренебрегать поисками новых ценных для интродукции форм в пределах восточного, более ксерофитизованного подрода *Sisyrosema* ввиду того, что исходным типом его эволюции был более древний, первичный, более мезофильный подрод *Euonobrychis*.

3. В измененных условиях необходимо также изучить наиболее ксерофитизированных представителей подрода *Euonobrychis*, которые могут дать ценные для интродукции формы.

4. Начальным этапом экспериментального исследования должен быть подробный эколого-географический и в особенности морфологический анализ (в естественных и измененных условиях) изучаемых видов.

В качестве примера в настоящей статье мы излагаем лишь самые предварительные данные морфологического анализа широко распространенного, относительно более или менее ксерофитного вида *O. tanaitica* Spreng., эспарцета донского, относящегося к секции *Eubrychis* подрода *Euonobrychis* и сравниваем его с крайними ксерофитами того же подрода. Ареал этого вида занимает большую площадь в европейской части СССР до Ладого-Ильменского района, верховий Днепра, верховий Волги на севере, Предкавказье — на юге, в Западной Сибири он распространен до Верхне-Тобольского района Иртыша, в Средней Азии — до Арало-Каспийского района, Прибалхашья и Кызыл-Кумов. Как указывает Гроссгейм во «Флоре СССР» (т. 13), это растение морфологически весьма пластично в зависимости от изменения условий обитания, мало пригодно в качестве кормового, но может быть рекомендовано для скрещивания с другими видами, в целях усиления засухоустойчивости гибридов.

Материал для анализа был собран нами (большую помощь в сборе и обработке материала оказала Н. М. Чамова) в июле-августе 1956 г. в Стрелецкой степи (Центрально-Черноземный госзаповедник); в районе исследования эспарцет очень обычен, является эдификатором ассоциаций; так, Г. М. Зозулин (1955) считает одним из наиболее часто встречающихся вариантов ковыльно-разнотравной ассоциации «эспарцетовый вариант».

Наиболее часто эспарцет донской встречается в виде групп, пятен на косимых участках, с которых в основном и собирался материал. Наименьшей встречаемостью эспарцет обладает на некосимых участках, что, по-видимому, связано с обильным развитием подстилки из отмирающих стеблей и листьев; в таких условиях отмечаются лишь отдельные экземпляры эспарцета. Возможно, что его присутствие на некосимых участках связано с более аэрированными почвами бывших (заросших) кротовин, так как нередко он попадается и на более или менее свежих кротовинах.

Весь собранный материал был расположен в единый возрастной ряд, внутри которого удалось выделить довольно четко четыре группы: 1) проростки; 2) вегетирующие, но еще не плодоносящие экземпляры; 3) плодоносящие экземпляры и 4) отмирающие экземпляры. Провести четко более дробное разделение внутри этих групп за недостатком материала не удалось.

Зрелые семена эспарцета, по-видимому, могут прорастать осенью в год их созревания (Иоффе, 1950), но некоторое количество семян (созревших более поздно) прорастает весной. Как правило, судьба этих весенних проростков, как менее окрепших, зависит от сухости лета, и обычно их количество резко уменьшается во второй половине лета. Проростки осеннего прорастания, как более окрепшие, легче переносят засуху. У проростков эспарцета довольно долго остается оболочка плода, которая у свежеубранных семян имеет свойство задерживать прорастание (Иоффе, 1950). Может быть, эта особенность имеет то биологическое значение, что семена не прорастают в жаркий период лета, и количество прорастающих семян увеличивается к осени. В дальнейшем, через 3—4 месяца сдерживающее влияние оболочки плода сглаживается или вовсе снимается. При прорастании семядоли выносятся наружу, но гипокотиль развивается очень слабо, и поэтому семядоли остаются почти около самого плода и не поднимаются над землей (рис. 2). Первый ювенильный лист простой. Он имеет одну овально вытянутую пластинку длиной до 6 мм (в культуре до 12 мм) при длине черешка в 1.5—2 см (в культуре до 5 см). За ювенильным листом отмечается обычно 2—3 листовых черешка с хорошо развитыми прилистниками, но без листовых пластинок. Эти черешки относятся к первым настоящим листьям, развившимся осенью. На проростках, выращенных в ящиках, первые настоящие листья имели 3 листочка (до 12—13 мм дл.) на вытянутых (до 6—7 см) черешках. В естественных условиях обычно

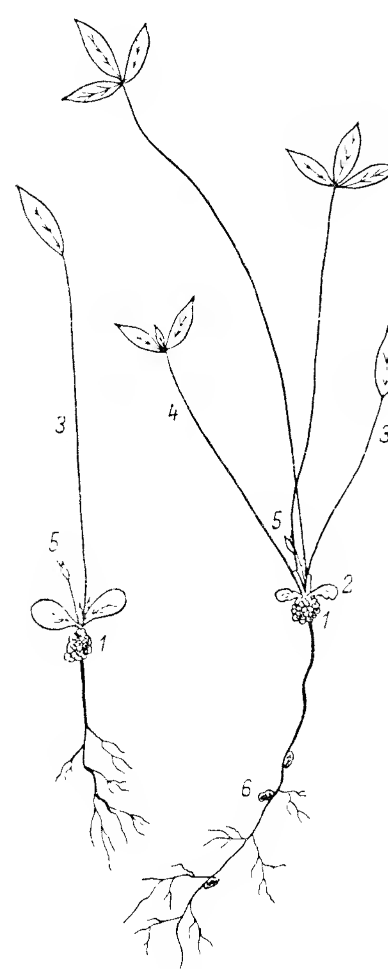


Рис. 2. Проростки эспарцета донского.

1 — оболочка плода; *2* — семядоли; *3* — первый ювенильный лист; *4* — появление боковых листочков; *5* — точка роста побега; *6* — клубеньки на корнях.



Рис. 3. Проросток эспарцета донского на более позднем этапе развития.

1—*6* — обозначения те же, что и на рис. 2; *7* — первые перистые листья со все увеличивающимся количеством боковых листочков.

в таком виде растение уходит под снег, причем весной обнаруживаются вышеупомянутые сухие черешки, в пазухах которых имеются почки с 2—3 листовыми зачатками. В пазухах зеленых листьев молодых экземпляров в первой половине лета почки обнаруживаются с трудом. Это также может служить доказательством того, что сухие черешки относятся к осенней генерации листьев. Из этих пазушных почек на второй год (а при весеннем прорастании и в первый) появляются листья с 5—7 продолговатыми листочками (рис. 3). Верхушечная почка еще не отмирает и может сохраняться, по-видимому, 2—3 года. Нарастание побегов в этом случае идет за счет деятельности верхушечной почки, т. е. растение развивается

по моноподиальному типу. На второй, а часто и на третий год междоузлия остаются сильно укороченными и поэтому верхушечная почка не поднимается выше, чем на 1.5—2 см от поверхности почвы. После отмирания верхушечной почки, на второй, третий или четвертый год, развитие побегов происходит уже за счет пазушных почек нижних листьев. В этом случае растение переходит к симподиальному типу развития. Новые пазушные побеги всегда остаются однолетними и осенью они, как правило, отмирают.

Однако у эспарцета могут развиваться и озимые побеги двух видов — с укороченными и удлиненными междоузлиями. Первые могут благополучно перезимовать и весной продолжать свое развитие, а вторые с наступлением холодов обычно отмирают. После отмирания прошлогодних побегов весной следующего года отрастание новых побегов происходит за счет пазушных почек нижних листьев. Причем это отрастание зависит от осенней погоды — если осенью больше осадков, больше закладывается почек и лучше происходит отрастание весной (Гладкий, 1950). Вновь развивающиеся побеги («вегетативные») II и III порядков могут не цвести и тогда они имеют несколько укороченные междоузлия (рис. 4) и верхушечная точка роста отмирает (побеги неполного цикла развития, — Серебряков, 1952). Но при этом обычно начинают функционировать сразу несколько пазушных почек, которые соответственно дают начало нескольким «направляющим» осям более высоких порядков. Можно считать, что уже с этого момента начинается процесс партикуляции растения. Однако отмечены случаи, когда новые побеги развиваются не только из прошлогодних пазушных почек. Довольно часто они происходят из спящих почек, и в этом случае для них характерно более слабое развитие, и по внешнему виду они напоминают ювенильные побеги (с укороченными междоузлиями, с 2—3 зелеными двух-трехпарными листьями, с 2—4 сухими черешками).

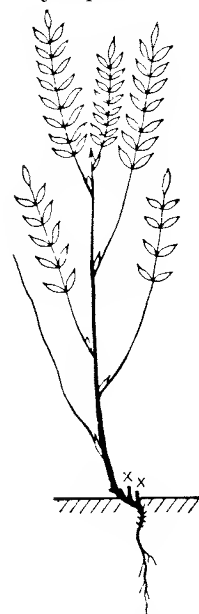


Рис. 4. Схема ветвления эспарцета донского в период «вегетативной» жизни. Побег неполного цикла развития.

Если рассмотреть длину междоузлий вегетативных побегов, развивающихся на третий-четвертый год из пазушных почек, то можно видеть, что первые два и последние два междоузлия очень короткие, а средние междоузлия относительно длинные. Общее изменение длины междоузлий совершается довольно плавно, без резких скачков, т. е. мы не можем отметить большой разницы в длине, например третьего-четвертого и шестого-седьмого междоузлий. Кроме того, у таких побегов изменяется и характер листьев — чем ниже на побеге расположен лист, тем больше его общая (вместе с черешком) длина, но эти нижние листья имеют меньшее число пар листочков (от 3—4 пар у нижних листьев третьего-четвертого узла до 6—7 пар у верхних листьев седьмого-восьмого узла; табл. 1).

На одном вегетативном побеге третьего-пятого года жизни развивается до 10 междоузлий, но общая длина побега не превышает 20—25 см. Если судить по следам отмерших побегов, эспарцет донской в естественных местообитаниях остается в вегетативном состоянии до 5—7 лет и за этот период он развивает не более 4—5 побегов, из которых более или менее хорошо развиты лишь 1—2 побега, остальные очень слабые. Все эти побеги эспарцета в вегетативный период, как правило, не ветвятся.

Рассмотрим теперь морфологию побегов эспарцета донского в период его генеративной жизни. С переходом растения к цветению и плодоношению

увеличивается общая длина его побегов. Однако это удлинение происходит не за счет увеличения числа междоузлий, а за счет увеличения длины самих междоузлий (рис. 5).

В отличие от изменения длины междоузлий побегов растения в вегетативном состоянии мы можем наблюдать, что длина междоузлий побегов растений в генеративном состоянии изменяется не плавно, а скачкообразно. Первые и последние междоузлия остаются короткими, но отмечается резкая разница в длине двух соседних (3—4 и 6—7) междоузлий в средней части побега, так что средние междоузлия побега бывают самыми длинными (табл. 2).

ТАБЛИЦА 1

Характеристика междоузлий и листьев вегетативного побега

Номер междоузлия	Длина (в см)		Количество пар листочков
	междоузлия	листа	
1	0.3	—	—
2	0.7	—	—
3	2.5	—	—
4	3	12.5	—
5	5.6	13.2	4
6	6.4	13	5
7	4	10	8
8	0.7	7.5	8

Интересно также отметить, что как только в пазухе листа развивается соцветие (кисть), то сразу же последующее междоузлие резко укорачивается. Это постфлоральное изменение длины междоузлия довольно характерно для эспарцета. Характер изменения нижних, средних и верхних листьев остается тем же, что и у растений вегетативного периода, т. е. общая длина листьев по мере продвижения вверх по побегу падает, а количество пар листочков увеличивается. Листья самых нижних междоузлий чаще всего отмирают.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика междоузлий, листьев и соцветий генеративного побега

Побег I порядка				Побег II порядка				
номер междоузлия	длина (в см)		количество пар листочков	номер междоузлия	длина (в см)		количество пар листочков	длина кистеножки с кистью
	междоузлия	листа			междоузлия	листа		
1	0.2	—	—	—	—	—	—	—
2	0.4	—	—	—	—	—	—	—
3	1.5	10	—	—	—	—	—	—
4	11.8	10	3	—	—	—	—	—
5	10.8	8.5	5	1	0.4	4.5	6	—
				2	0.1	3	4	—
6	10	5.5	6	1	2.5	5	4	—
				2	6.2	3.6	5	10
				3	0.6	2.5	5	2
				4	0.1	1	6	—
7	2.1	5.2	7			—	—	—
8	1	3	7			—	—	—

При переходе растений в генеративный период побеги становятся более плотными и жесткими и на первый взгляд кажутся менее облиственными, так как увеличивается длина междоузлий при том же количестве листьев.

Побег эспарцета донского никогда не заканчивается соцветием (кистью). Кисти всегда развиваются как оси II, III или IV порядков по отношению к моноциклическому побегу данного года. Более трех-четырех порядков осей обычно не образуется. Количество кистей на каждом моноциклическом побеге зависит от степени его разветвленности и от общего

возраста растения. В самом начале перехода растения в генеративный период в пазухах верхних листьев развивается 2—3 кисти, каждая с 20—25 цветками. С увеличением возраста растения количество образующихся кистей увеличивается и может доходить до 6—8 на каждый моноцикличе-



Рис. 5. Схема ветвления эспарцета донского в период генеративной жизни. Моноциклический побег.

Рис. 6. Схема ветвления эспарцета донского в разгар генеративного периода. Образование анизотропных побегов.

ский побег. В то же время с увеличением возраста растения увеличивается (иногда до 30—40) количество моноциклических побегов и максимальное их количество наблюдается в разгар генеративного периода. К этому же сроку происходит постепенное увеличение числа цветков в каждой кисти до 40—50, однако время образования максимального количества цветков не совпадает со временем максимального количества

моноциклических побегов и кистей на них, при максимальном числе побегов количество цветков уменьшается до 25—30.

С увеличением возраста и по мере увеличения количества моноциклических побегов растение приобретает иную форму. Если у более молодых растений побеги растут строго ортотропно, то с увеличением возраста побеги становятся анизотропными, т. е. их основания растут плагиотропно, а средняя и верхняя части ортотропно. Степень плагиотропности постепенно усиливается, побеги начинают полегать. На таких анизотропных побегах боковые оси более высоких порядков начинают образовываться из самых нижних пазушных почек (рис. 6).

В табл. 3 приведены данные промеров побегов I, II и III порядков на одном из растений с анизотропными побегами. Данные таблицы подтверждают те же закономерности, которые выявились для ортотропных побегов. Однако надо отметить, что чем больше степень плагиотропности моноциклического побега, тем больше развивается на нем пазушных побегов; чем ниже отходят оси более высоких порядков, тем больше на них развивается листьев до соцветия. У боковых побегов, развивавшихся из

ТАБЛИЦА 3

Характеристика междоузлий, листьев и соцветий анизотропного побега

Побег I порядка			Побег II порядка				Побег III порядка						
номер междоузлия	длина (в см)		номер междоузлия	длина (в см)		количество пар листочков	номер междоузлия	длина (в см)		количество пар листочков	длина (в см)		фенофаза
	междоузлия	листа		междоузлия	листа			междоузлия	листа		кисти и кистеножки	кисти	
1	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	0.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	0.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	0.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	1.6	13	1	3.8	12.7	4	—	—	—	—	—	—	—
			2	5	12.4	5	1	0.2	5.5	4	—	—	—
			3	14.5	10	7	1	2.5	3	5	—	—	—
			4	13.4	6	7					17.5	2	+
			5	2.6	5.4	7					16	2.5	+
			6	1	2.8	6							
6	6.9	13	1	7	8.8	4	1	0.1	5.2	5	—	—	—
			2	7	10	9	1	0.4	4	5	—	—	—
			3	10	8.7	5					14	2	+
			4	4.6	5.2	6					25	12	(, +
			5	3.8	5	7					14	6	ø
			6	2.2	2	7					9.5	3.5	
			7	0.2	1.7	7							
7	10.6	11	1	7.6	—	—	1	1.8	5	4	—	—	—
							2	0.2	4	6	—	—	—
			2	3.1	7	6	1	0.8	2.5	5	—	—	—
							2	0.1	2	5	—	—	—
			3	5.2	6	6					24	11	(, +
			4	2	5.5	7					16	3	○
			5	3.5	5	5							
			6	3	4	6					15	4	ø
			7	2.2	3	6					12	2.3	—
			8	0.2	2.5	6					1.5	1.3	—
8	3.5	8.5											

пазух вышележащих листьев, более удлиненными являются первые междоузлия; последующие сильно укорочены. Длина анизотропных побегов может доходить до 100 см, хотя общая высота растения большей частью не превышает 60—70 см.

Последний период жизни растения (отмирание) начинается с партикуляции, с расчленения его на отдельные, позже самостоятельно живущие части — кусты. Но начало этой партикуляции можно отметить уже в вегетативный период жизни растения, когда ежегодно начинают отмирать моноциклические побеги и на их место становятся все более и более плагиотропные новые пазушные побеги. С увеличением возраста растения этот процесс становится все более явственным. Обычно после того, как на растении образуется максимальное количество соцветий, растение быстро ослабевает, т. е. резко сокращается общее число вновь образующихся моноциклических побегов. Усиление плагиотропности нижних частей побегов приводит к тому, что материнский куст распадается на отдельные части (кусты), которые могут существовать как самостоятельные особи (рис. 7). Материнское растение перестает существовать как единое целое, а дочерние особи проявляют явные признаки деградации, выражающиеся хотя бы в том, что на них развиваются в основном только вегетативные побеги, напоминающие побеги ювенильных растений небольшими размерами междоузлий, более короткими листьями, сокращенным количеством пар листочков (табл. 4). Эти вегетативные побеги развиваются в основном за счет спящих или придаточных почек.

ТАБЛИЦА 4

Характеристика междоузлий, листьев и соцветий отмирающего растения

Побег I порядка				Побег II порядка						
номер междоузлия	длина (в см)		количество пар листочков	номер междоузлия	длина (в см)		количество пар листочков	длина (в см)		фенофаза
	междоузлия	листа			междоузлия	листа		кисти и кистеножки	кисти	
1	0.1	—	—							
2	0.2	—	—							
3	0.5	—	—							
4	2.3	7	—							
5	5.8	7	—							
6	3.8	11	4	1	0.1	3.5	1	—	—	—
7	2.5	10.5	5	1	0.1	3.8	2	—	—	—
8	2.3	6.5	5	1	0.2	4.5	3	—	—	—
9	1.6	6	5	1	0.1	1.5	4	—	—	—
10	0.5	4.7	5					17.5	2.5	○
11	0.1	2	5					1.5	0.8	☽

Резко сокращается количество соцветий и вообще генеративных побегов и сильно понижается количество цветков в кистях.

Таковы общие черты биоморфологии эспарцета донского из естественных местообитаний. В дальнейшем мы намерены изложить подобный биоморфологический анализ растений, выращенных в культурных условиях Московской области. Опираясь на исходные положения настоящей статьи и принимая во внимание не резко выраженный ксерофильный характер этого вида, мы не ждем значительных изменений в его морфологии.

Однако, конечно, усиление мезофильности условий, устранение конкуренции других видов и уход за растением приведут, видимо, к усилению

продуктивности, к более продолжительному прохождению генеративного периода, к отсрочке партикуляции и отмирания.

———

Резко противоположными экологическими особенностями отличаются крайне ксероморфные подушковидные эспарцеты типа эспарцета ехидны (*O. echidna* Lipsky) и эспарцета рогообразного (*O. cornuta* [L.] Desvaux). Эти два вида относятся к секции *Dendrobrychis* DC. (подрода *Euonobrychis*), представители которой характеризуются как «сильно ветвистые небольшие колючие кустарники» («Флора СССР», т. 13). Оба они обладают резко выраженными защитными чертами приспособления к существованию в особых экологических условиях. Такими защитными приспособлениями надо считать: 1) подушковидный характер роста; 2) преобразование рахиса листа (*O. echidna*) в простые крепкие колючки или кистеножек (*O. cornuta*) в ветвистые колючки; 3) резкое сокращение размеров листочков; 4) сильное опушение листочков и молодых побегов; 5) мощное развитие корневой системы.

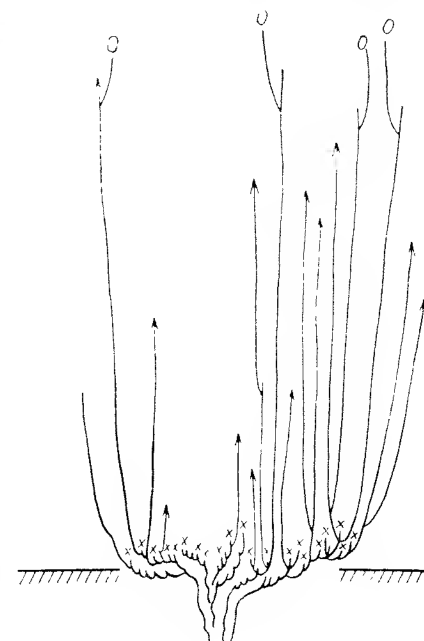


Рис. 7. Схема ветвления эспарцета донского в период отмирания.

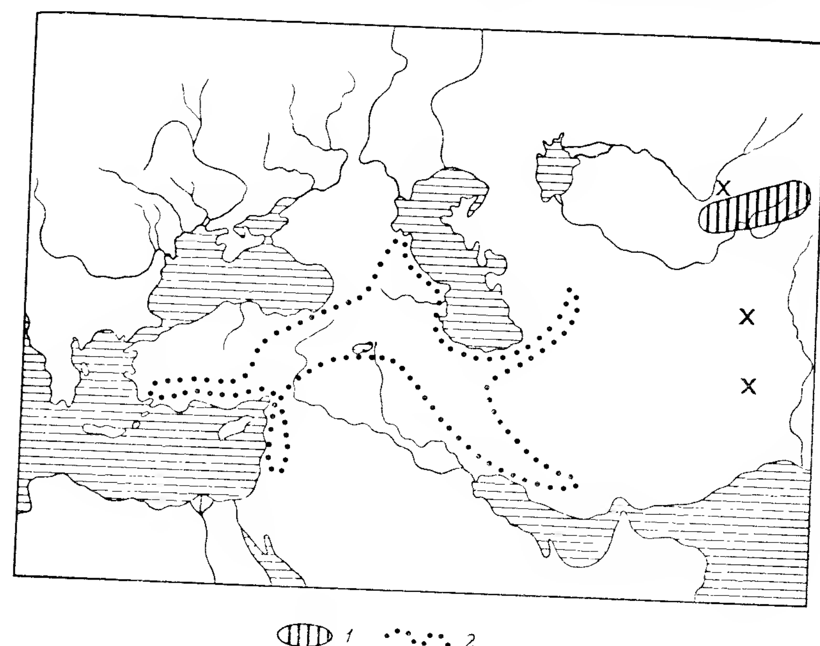
Согласно монографии Раух (Rauh, 1939) эти растения можно отнести к группе «полых шаровидных подушек» («Hohlkygepolster»), внутри которых между укороченными побегами отсутствует наполняющее гумусовое вещество, так как отмирающие и опадающие листья выдуваются из них ветром. Эти два вида, особенно первый, имеют весьма ограниченные ареалы (рис. 8), причем ареал *O. cornuta* связан с Малой Азией и Восточным Закавказьем. Это согласуется с указанием Гандель-Маццетти (Handel-Mazzetti, 1914) на то, что формации колючих подушек («Dornpolster-formation») типичны для степей востока, образуют особый пояс подушковидных растений, который сравнивается с поясом криволесья среднеевропейских гор. Помимо некоторых других областей, эта формация характерна для высокогорий Малой Азии, Курдистана, Гималаев.

Характер распространения видов, а также некоторые другие особенности ареала секции *Dendrobrychis* заставили Ширяева считать ее более древней, выделившейся еще в плиоцене, причем *O. echidna* с его небольшим ареалом в высокогорьях Тянь-Шаня он считает новейшим видом этой древней секции. Для видов этой оригинальной секции трудно ожидать увеличения продуктивности в условиях культуры, так как этому кладут предел крайне развитые защитные приспособления, свойственные им.

Эспарцет ехидна довольно широко встречается в среднегорном и высокогорном поясах Западного Тянь-Шаня, на каменистых, щебнистых, главным образом южных склонах, часто на осыпях. В высокогорном поясе он является одним из доминантов группировки нагорных ксерофитов. Участки этой группировки характеризуются тем, что со склонов, где они расположены, зимой снег сдувается, летом же отмечается резкое колебание температуры почвы в течение суток и значительное иссушение ее

поверхностных слоев. Однако на некоторой глубине почва способна удерживать запас влаги.

На первый взгляд растительный покров кажется чрезвычайно бедным, и это впечатление обусловлено незначительным (менее 50%) покрытием. Более подробную характеристику растительного покрова группировки нагорных ксерофитов мы уже приводили (И. М. Культиасов, 1955). Эспарцет ехидна существует здесь наряду с такими ксерофитами, как *Elymus flexilis* Nevsky, *Helictotrichon desertorum* (Less.) Pilger, *Ziziphora clinopodioides* Lam., *Festuca sulcata* Hack., *Richteria pyrethroides* Kar. et Kir.



1 2

Рис. 8. Ареалы эспарцета ехидны и эспарцета рогообразного (по Г. И. Ширяеву).

1 — *Onobrychis echidna* Lipsky; 2 — *O. cornuta* (L.) Desvaux.

В. Н. Никитина (1954) приводит подробное описание формации (группировки) нагорных ксерофитов с *O. cornuta* для Копет-Дага. Она считает, что эта формация могла образоваться двумя путями: или путем сведения (вырубки) арчевого редколесья, или путем дегрессии травянистых степных фитоценозов под влиянием систематического и чрезмерного выпаса, уничтожившего дерновинный покров. Ассоциации нагорных ксерофитов располагаются на грубощебнистом субстрате в верхнем поясе гор.

У молодого растения эспарцета ехидны, как и у других типичных подушковидных растений, корень обладает значительной втягивающей (контрактильной) способностью. Благодаря этому впоследствии у взрослого растения корень значительного диаметра можно проследить на довольно большую глубину.

Главный ортотропный побег ювенильного растения удлиняется за счет деятельности верхушечной почки на очень незначительную величину. Несколько позже, видимо на 2—3-й год, начинается ветвление побега. Первое ветвление происходит за счет пазушных почек семядолей, а в дальнейшем — за счет деятельности пазушных почек вышележащих листьев. Каждый вновь образовавшийся пазушный побег впоследствии продолжает развиваться моноподиально. И если у эспарцета донского годичные

(моноциклические) побеги отмирают ежегодно, то годичные побеги эспарцета ехидны вследствие моноподиального ветвления следуют друг за другом, но они чрезвычайно укорочены, так что границы их неразличимы. Образование все новых и новых пазушных побегов можно считать началом формирования подушки. Новые боковые побеги могут, видимо, образовываться и за счет спящих почек. Вся система боковых побегов, довольно быстро развиваясь, образует общую сферическую поверхность подушки (рис. 9). У взрослого растения довольно трудно выделить главную (направляющую) ось, так как мощные боковые ветви ничем не отличаются друг от друга.

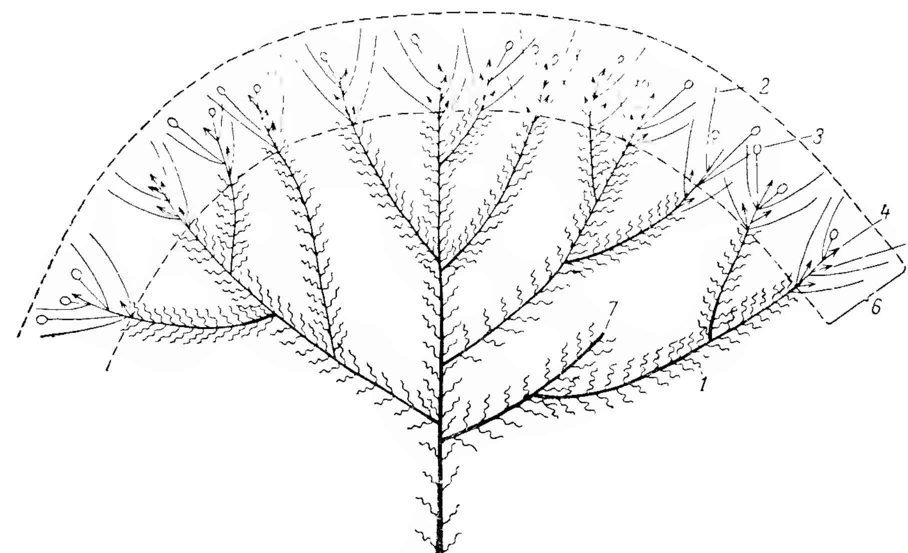


Рис. 9. Схема ветвления части подушки эспарцета ехидны.

1 — отмершие листья; 2 — живые листья; 3 — соцветия; 4 — точки роста побегов; 5 — пазушные почки; 6 — «зона» живых листьев и соцветий; 7 — отмерший побег.

Развитые листья — перистые, длиною до 5—6 см. Листочки в количестве 4—7 пар, эллиптические или ланцетно-эллиптические, до 6 мм длины и до 2—2.5 мм ширины, довольно густо опушены с обеих сторон. Боковые листочки к концу вегетационного периода опадают, а главная ось листа (рахис) древеснеет и превращается в крепкую колючку. Даже у молодых зеленых листьев конечный листочек отсутствует и ось листа заострена. Мы видели выше, что и у эспарцета донского часто остаются черешки прошлогодних листьев. Но если там отмирал весь моноциклический побег, то здесь ежегодно отмирают лишь ассимилирующие листочки.

Одревесневшие заостренные оси листьев (рахис) сохраняются на побегах очень долго и их совокупность создает мощную защиту всей подушки. В пазухах верхних мертвых листьев, оси которых превращены в колючку, образуются иногда молодые листья с еще мягкими черешками и неполно развитыми листочками, которые постепенно достигают обычной величины и формы. Яйцевидные, оттянуто заостренные, приросшие к черешкам прилистники, превращенные в колючки, плотно окружают побег со всех сторон, образуя дополнительную его защиту.

Выше отмерших и живых листьев обычно располагаются не полностью развившиеся листья и в их пазухах помещаются соцветия (кисти), причем их опушенные кистеножки мало превышают листья и каждая кисть несет

3—7 цветков. Каждый цветок имеет свой чешуйчатый прицветный лист. Побег заканчивается верхушечной почкой, имеющей большое число листовых зачатков. Если радиус всей подушки может достигать 50—60 см, то живые ассимилирующие листья и соцветия занимают «слой» всего лишь в 3—4 см. Глубже располагаются побеги, густо покрытые мертвыми игловидными остатками листьев и прилистниками.

Подобные же морфологические черты свойственны и эспарцету рогообразному, правда у него чрезвычайно острые разветвленные колючки образуются за счет преобразованных кистеножек после опадения плодов.

Следовательно, *O. echidna* и *O. cornuta* по своим морфо-биологическим чертам резко отличаются от *O. tanaitica*, что обусловлено весьма ксерофильными условиями существования. Их ксероморфность является, видимо, «первичной», так как они относятся к древнейшей секции подрода *Eu-onobrychis*. В связи с этим опыты культивирования их в мезофитных условиях средней полосы почти не удаются, во всяком случае при посеве в грунт их проростки и молодые растения довольно быстро погибают при наличии признаков мацерации корня.

ЛИТЕРАТУРА

Авроpин Н. А. (1956). Переселение растений на полярный север. Эколого-географический анализ. — Агабабян Ш. М. (1934). Семеноводство, 2. — Андрукович В. И. (1954). Дикорастущие эспарцеты Закавказья как исходный материал для селекции и опытной культуры. Матер. Перв. всесоюзн. совещ. ботан. и селекц., 3. — Борисова А. Г. (1952). Новые для культуры виды эспарцета. — Васильченко И. Т. (1930). Материалы к познанию эспарцетов Северо-Кавказского края, равнин Дагестана и Башкирии. Изв. Главн. бот. сада, 29. — Васильченко И. Т. (1938). Определитель эспарцетов Таджикистана по плодам. Тр. Таджикск. базы АН СССР, VIII. — Вульф Е. В. (1944). Историческая география растений. — Гладкий М. Ф. (1950). Эспарцет. — Гроссгейм А. А. (1926, 1928). Эспарцеты Кавказа. Зап. Научно-прикладн. отд. Тбилисск. бот. сада, 5, 6. — Гроссгейм А. А. (1952). Растительные богатства Кавказа. Бюлл. МОИП, нов. сер., отд. бот., 7. — Зозулин Г. М. (1955). Взаимоотношение лесной и травянистой растительности в Центрально-Черноземном госзаповеднике. Тр. Центрально-Черноземн. госзаповедн., 3. — Иоффе Р. К. (1950). Особенности дозревания и прорастания семян эспарцета. Селекция и семеноводство, 12. — Культиасов И. М. (1955). Особенности экологии высокогорных растений Западного Тянь-Шаня. — Культиасов М. В. (1938). Тау-сагыз и экологические основы введения его в культуру. — Культиасов М. В. (1953). Эколого-исторический метод в интродукции растений. Бюлл. ГБС АН СССР, 15. — Матевосян А. А. (1950). Эспарцеты Армении. — Михеев А. А. (1933). Культура кормовых растений в предгорьях Северного Кавказа. — Никитин В. В. (1940). Характеристика наиболее распространенных и перспективных растений сенокосов Копет-Дага. — Никитин В. В. (1947). Дикорастущие бобовые растения Туркмении как фонд новых кормовых культур. Тр. Туркменск. с.-х. инст., VI. — Никитина В. Н. (1954). Растительность восточного Копет-Дага в связи с ее поясностью. Тр. Инст. биолог. АН Туркменск. ССР, I. — Овезмурадов С. О. (1954). К характеристике дикорастущих кормовых растений флоры Туркмении. Тр. Инст. биолог. АН Туркменск. ССР, II. — Попов М. Г. (1928—1929). Род *Cicer* и его виды. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XXI. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Тахтаджян А. Л. (1951). Пути приспособительной эволюции растений. Бот. журн., 3. — Троицкий Н. А. (1934). Дикорастущие кормовые растения Закавказья. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., прилож. № 68. — Федченко Б. А. (1908). Туркменские эспарцеты. Русск. бот. журн., 1—2. — Шулындин А. Ф. (1948). Эспарцет. — Boissier E. (1872). Flora Orientalis sive enumeratio plantarum in Oriente a Graecia et Aegypto ad Indiae fines hucusque observatorum, II. — Bornmüller F. (1905, 1915, 1924). Описания отдельных видов эспарцетов. Beihefte Z. Bot. Centralbl. (1905 — XIX; 1915 — XXXII; 1924 — Fedde Repertorium, XX). — Handel-Mazzetti H. (1909—1910). Revision der Balkanischen und Vorderasiatischen Onobrychis-Arten aus der sektion *Eubrychis*. Oesterr. Bot. Zeitschr., 59—60. — Handel-Mazzetti H. (1914). Die Vegetationsverhältnisse von Mesopotamien und Kurdistan. Annalen des K. K. Naturhistorisch. Hofmuseums, 28. — Rauh W. (1939). Über polsterförmigen Wuchs. Nova Acta Leopold., Neue Folge, 7, 47. — Širjaev G. (1925—1926). *Onobrychis* generis revisio critica. Spisy vydavane prirodovedeckou fakultou Masarikovy university, 1, 56, 11, 76.

Московская сельскохозяйственная
академия им. К. А. Тимирязева.

ECOLOGO-HISTORICAL ANALYSIS OF THE MORPHOGENETIC PROCESSES IN THE GENUS *ONOBRYCHIS* GAERTN.

By I. M. Kultiassov

SUMMARY

The recent environmental conditions of natural habitats usually do not satisfy completely the requirements of plants and therefore are insufficient to provide their maximum possible vital activity. It is only on the basis of the studies in the productivity of plants under different experimentally changed conditions that the historical sources of the origin of the adaptive structures of a species can be revealed and, accordingly, the prospects of its introduction predicted.

The author studied the changes of the specific morphological characters and of the productivity of *Onobrychis tanaitica* Spreng. throughout its life cycle, from the germination until the senile particulation. A comparison is made with the peculiar morphological characters of two other species, the conspicuously xerophytic pulvinate plants *O. echidna* Lipsky and *O. cornuta* (L.) Desvaux.

Г. А. Денисова

РАЗВИТИЕ ПЛОДА У *ARCHANGELICA DECURRENS* LDB.

С 5 рисунками

(Получено 29 III 1961)

Archangelica decurrens — дягиль низбегающий (*Umbelliferae*) является перспективным лекарственным растением и в последнее время подвергается подробному изучению как с точки зрения содержания в этом растении химических веществ, так и с биологической стороны. В настоящей работе мы поставили перед собой задачу рассмотреть морфологию и гистологию плода от начала его образования до полной зрелости.

Материал для исследования собран нами с опытной площадки, на месте естественного произрастания растения в предгорьях Саянских гор, на юге Красноярского края (Каратузский район).[1]

Анатомическая картина плодов различных представителей сем. Зонтичных весьма разнообразна. Часто плоды разных видов одного и того же рода отличаются по характеру расположения и развития своих тканей. В нашей работе мы стараемся дать по возможности полную картину развития всех элементов плода *A. decurrens*. Формирующиеся плоды мы делим условно на пять фаз, сообразно с теми изменениями, которые происходят в плоде в процессе его развития. Фазы эти следующие: первая — начало формирования плода, вторая — плод с неодревесневшим мезокарпом, третья — плод с частично одревесневшим мезокарпом, четвертая — восковая спелость плода, пятая — зрелый плод. Между каждой из фаз проходит 5—7 дней. Развитие плода от начала плодоношения до полного созревания протекает примерно в течение одного месяца.

Завязь *Archangelica decurrens*, как и у большинства Зонтичных, полунижняя, двугнездная, состоящая из двух плодолистиков, соединенных в средней части брюшной поверхности перемычкой, называемой также спайкой или комиссурой. В мерикарпиях только что начинающего развиваться плода (первая фаза развития) уже достаточно отчетливо обозначены все пять ребер, характерных для зрелых плодов данного вида. Три спинных ребра сравнительно невысокие, латеральные ребра значительно выше и шире, поэтому на поперечных срезах они кажутся вытянутыми параллельно коммиссуральной плоскости (рис. 1, *A*). Это явление характерно для всякого анемохорного плода Зонтичных.

[1] Срезы сделаны на микротоме. Были апробированы различные комбинации красителей с целью более четкой дифференциации тканей:

1. 1%-й водный раствор сафранина (15—20 час.) + железный гематоксилин по Гейденгейну (15—20 час.).
2. 1%-й водный раствор сафранина (15—20 час.) + 0.5%-й водный раствор генциан-виолета (2—5 мин.).
3. 1%-й водный раствор сафранина (15—20 час.) + 0.5%-й водный раствор генциан-виолета (2—5 мин.) + 1%-й водный раствор метил-оранжа (2—3 мин.).
4. 1%-й спиртовой раствор сафранина (15—20 час.) + 1%-й спиртовой раствор судана III (5—8 мин.).
5. 1%-й водный раствор метиленовой синн (8—10 мин.) + 1%-й водный раствор метил-оранжа (2—3 мин.).
6. 10%-й спиртовой раствор флороглюцина (5 мин.) + крепкая соляная кислота (3 мин.).
7. 0.1%-й раствор йода в йодистом кали (1 мин.).

Очень сильно развито подстолбие и хорошо сохранились столбики с головчатыми рыльцами. Эпидермис вполне дифференцирован. Он состоит из одного ряда прямоугольных клеток, содержащих хлорофилл и снабжен многочисленными устьицами. Некоторые клетки эпидермиса образуют выросты, представляющие собою одноклеточные волоски; благодаря этому завязь и молодой плод волосистые. За эпидермисом, который представляет собою экзокарп плода, следует мощное кольцо мезокарпа. Развитие элементов мезокарпа хорошо описано у Брике (Briquet, 1922—1924) для *A. officinalis* Hoffm. Автор различает четыре области мезокарпа: наружную хлоренхиму, подстилающую эпикарп; скульптурированную паренхиму; слой дезагрегации и глубинную паренхиму.

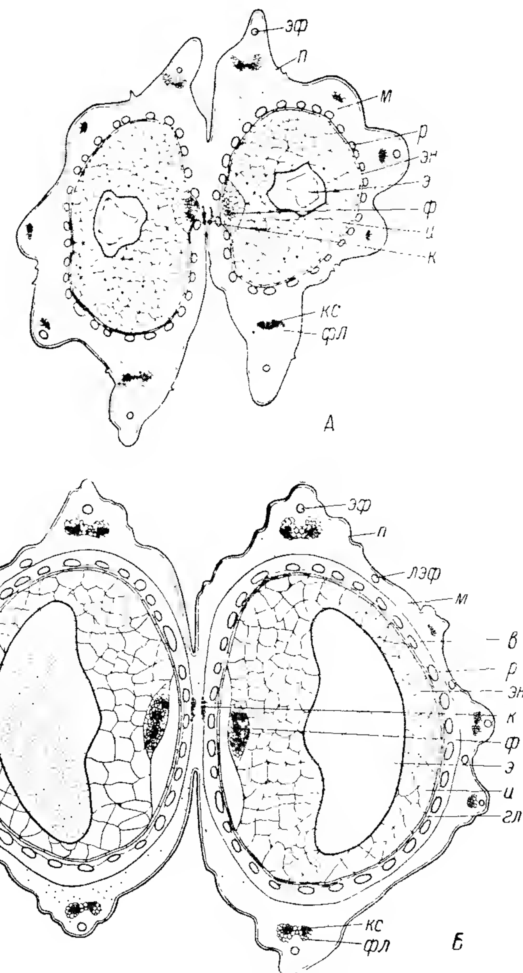


Рис. 1. Ранние фазы развития плода *Archangelica decurrens* (схема).

А — первая фаза развития; *Б* — вторая фаза развития. *эф* — реберный эфирномасличный канал; *р* — параэндокарпные эфирномасличные каналы; *м* — ткани мезокарпа; *кс* — ксилема сосудисто-волокнистого пучка; *фл* — флоэма сосудисто-волокнистого пучка; *п* — эпидермис; *эн* — эндокарп; *э* — эндосперм; *и* — интегумент; *ф* — фуникулюс; *к* — карпофор; *лэф* — ложбиночный эфирномасличный канал; *в* — воздухоносная полость; *гл* — глубинная паренхима мезокарпа.

В этой фазе развития плода *A. decurrens* все четыре слоя выглядят совершенно одинаково — вся ткань мезокарпа состоит из тонкостенных живых клеток с ясно различимым ядром и протоплазмой, содержащих хлоропласты. В каждом ребре располагаются небольшие сосудисто-волокнистые пучки с четко выраженными элементами ксилемы и флоэмы, причем у молодого плода ксилемных элементов намного меньше, чем флоэмных. Нужно заметить, что во всех фазах развития плода ксилема всегда лежит ковнутри от флоэмы. Иногда пучки спинных и в особенности боковых ребер могут быть двойными. В боковых ребрах сосудистые пучки залегают значительно глубже, чем в спинных.

Эфирномасличные каналы, сопровождающие сосудисто-волокнистые пучки ребер, а также ложбиночные каналы, возникают или еще в завязи

цветка, или в очень молодом плоде. И те и другие окружены эпидермальными обкладочными клетками в числе четырех-шести. Внутренние стенки этих клеток, обращенные к полости канала, более утолщены по сравнению с остальными стенками клетки. На подобное строение обкладочных клеток указывает и Клан (Klan, 1947) для *Aethusa cynapium* L. и нескольких видов *Laserpitium*.

Реберные и межреберные каналы плодов *A. decurrens* септированные, от длинных (до 1 мм) до очень коротких (10—20 μ). Диаметр их на всем протяжении неодинаков — каналы то суживаются, то снова расширяются. По данным С. Г. Тамамшян (1945) и Н. В. Первухиной (1950), в плодах изучаемых ими представителей сем. Зонтичных ложбиночные каналы отличаются от реберных тем, что секрет, содержащийся в них, не одинаков по своему характеру.

Расположение реберных и ложбиночных каналов у разных индивидуумов различное. Как правило, каждый сосудисто-волокнистый пучок сопровождается одним эфирномасличным каналом, лежащим кнаружи от пучка, а в ложбинках между ребрами находится по одному ложбиночному каналу. Но поскольку все эти каналы большей частью короткие, на сериях поперечных срезов одного и того же плода можно наблюдать самые разнообразные варианты — отсутствие каналов в одном или нескольких ребрах и в одной или нескольких ложбинках между ребрами. На некоторых поперечных срезах нельзя вообще увидеть никаких каналов, кроме параэндокарпных (о которых будет сказано ниже). Наоборот, часто сосудисто-волокнистый пучок центрального ребра сопровождают два эфирномасличных канала — один лежит кнаружи от пучка, другой — ковнутри.

Сосудисто-волокнистые пучки крыльев могут быть окружены несколькими (до шести) эфирномасличными каналами, разбросанными беспорядочно вокруг пучка.

По средней линии коммиссуры или чуть вбок от нее проходит сосудисто-волокнистый пучок карпофора.

Эндокарп, состоящий из одного слоя крупных, вытянутых в длину клеток, является внутренней границей околоплодника. Над эндокарпом, в глубинной паренхиме мезокарпа, расположено кольцо эфирномасличных каналов (параэндокарпных). Эти каналы весьма многочисленны (до 35 в каждом мерикарпии), более или менее округлые, несколько отличные один от другого по величине и форме. Каждый канал на поперечном срезе имеет 4—6 обкладочных клеток. Параэндокарпные каналы возникают у данного вида еще в завязи цветка. На раннее возникновение их в плодах некоторых зонтичных указывал еще Муанье де Виллепуа (Moynier de Villepoix, 1878). То же подтверждают Брике (Briquet, 1922—1924) и Вайоллет (Veuillet, 1959). Семяпочка окружена со всех сторон мощным интегументом. Наружный эпителий интегумента отграничивает его от эндокарпа, а внутренний обрисовывает границы полости, в которой свободно лежит начинающий развиваться эндосперм.

Как указывают В. Г. Александров и Л. В. Климочкина (1947), у Зонтичных нуцеллус тонкий, малоклеточный и быстро исчезает, как только начинается образование зародышевого мешка. Поэтому даже в ранних фазах развития плода нуцеллуса уже не заметно. По исследованиям тех же авторов, внутренний эпителий интегумента служит посредником при передаче питательных веществ растущему эндосперму.

На брюшной стороне мерикарпия, между тканями интегумента и эндокарпа, расположен фуникулюс, играющий, по мнению ряда авторов (Александров и Климочкина, 1947; Александров и Первухина, 1952) роль передатчика питательных веществ из перикарпа в развивающееся семя. Фуникулюс представлен хорошо развитым сосудисто-волокнистым пучком,

окруженным паренхимной тканью. Ксилема в этом пучке на всех стадиях развития плода лежит внутри флоэмы.

В эпидермисе и периферических клетках мезокарпа молодого плода отчетливо видно большое количество друз оксалата кальция, которые сохраняются там же и у зрелого плода. Расположению друз в плодах Зонтичных С. Г. Тамамшян (1945) придает большое значение, как постоянному признаку, важному для систематики.

На рис. 1, *Б* показана вторая, более поздняя фаза развития плода, который увеличивается по сравнению с предыдущей фазой развития примерно в полтора раза. В процессе развития плода коммиссура между мерикарпиями постепенно истончается. Эндосперм здесь уже вполне определился и принял характерную для данного вида, почковидную на поперечном разрезе форму. В верхнем конце его можно различить треугольный со сглаженными углами предзародыш. Самый внешний ряд клеток интегумента, лежащий непосредственно под эндокарпом, очень долго, вплоть до стадии зрелого семени, не разрушается. Эти клетки мельче, чем клетки эндокарпа и чуть вытянуты тангентально. Бóльшая, средняя, часть клеток интегумента облитерируется, а внутренняя часть клеток, начиная со второй стадии развития плода, спадается, образуя вокруг эндосперма тонкий, но сплошной футляр.

Фуникулюс, в особенности его сосудистый пучок, разрастается. Между фуникулюсом с прилегающими к нему частями интегумента и эндокарпом возникает воздухоносная полость, как думают некоторые авторы (Александров и Климочкина, 1947), вследствие усыхания семени. Однако нам кажется, что в этом случае об усыхании семени говорить преждевременно, поскольку, во-первых, связь с материнским растением осуществляется в полной мере, а, во-вторых, еще превосходно сохранен устьичный аппарат эпидермиса плода. Как показывают наши наблюдения, эта полость образуется путем расхождения клеток интегумента при частичной их облитерации.

Элементы мезокарпа во второй фазе развития вполне определились: эпидермис подстилают несколько рядов клеток наружной хлоренхимы, заполненных хлоропластами. За ними следует мощный, занимающий бóльшую часть мезокарпа, слой скульптурированной паренхимы, клетки которой еще живые, с неодревесневшими стенками. Далее расположены крупные, тонкостенные клетки дезагрегации мезокарпа. Уже в молодом плоде радиальные стенки этих клеток разрываются, причем между скульптурированной и глубинной паренхимой образуется полость, которая по мере развития плода все более расширяется. Таким образом, параэндокарпные эфирномасличные каналы, с трех сторон окруженные глубинной паренхимой мезокарпа, оказываются с одной стороны совершенно освобожденными. Обкладочные клетки этих каналов развиты во второй фазе особенно хорошо как по сравнению с более ранними, так и с более поздними фазами развития плода. Клетки эти широко овальные, бочкообразные и выделяют большое количество секрета.

Интересно, что содержание эфирных масел в плоде *A. decurrens* в этой фазе его развития выше, чем в более поздних фазах. По нашим данным, в начале образования плодов эфирных масел в них содержится 0.74%, затем, во второй фазе, содержание эфирных масел поднимается до 1.32%, а после этого начинает постепенно снижаться и в зрелом плоде содержится их 0.94%. На высокое содержание эфирных масел в зеленых плодах Зонтичных указывают многие исследователи (Moynier de Villepoix, 1878; Нилов, Вильямс и Михельсон, 1926; Иванов, Григорьева и Ермаков, 1929). Причину этого явления мы специально не изучали, но Леймбах (Leimbach, 1951) и Боратынская (Boratynska, 1956) при помощи микрохимических реакций установили, что выделение эфирных масел в различных ор-

ганах растения зависит от их возраста, и что со старением органа, а значит и эфирномасличных каналов, количество эфирных масел в нем уменьшается.

Волоски плода уже в значительной степени отпали. Лишь изредка, в более поздних фазах развития плода, можно встретить на эпидермисе один-два случайных волоска. На раннее опадение волосков у завязи *Heracleum* sp. указывают Александров и Первухина (1952). Может быть, этот признак окажется характерным для многих представителей сем. Зонтичных.

Примерно через 6—7 дней наступает третья фаза развития плода. Истончение коммиссуры продолжается и, наконец, наступает момент, когда плод распадается на два мерикарпия, свободно висящих на карпофоре. Место прикрепления полуплодика к карпофору находится в центре основания стилоподия.

Примерно у 60% всех плодов *A. decurrens* оба мерикарпия совершенно одинаковы по степени развития. В некоторых случаях один мерикарпий плода в той или иной мере различается по величине от другого; иногда (в 5% наблюдаемых случаев) эндосперм одной из семянок не развивается и образуется ложный односемянный плод. Подобное явление наблюдается не только у дягиля низбегающего, но и у других представителей семейства, например в роде *Elaeoselinum* (Veuillet, 1959). Б. М. Козо-Полянский (1914) считает, что вообще редукция одного плодолистика говорит о бо́льшей филогенетической продвинутости растения в сем. Зонтичных. Изредка встречаются плоды, совсем не распадающиеся на два мерикарпия. У них имеется только один околоплодник, но в нем находятся два нормально развитых семени. В этом случае боковые ребра выражены очень слабо. В мезокарпе происходят большие изменения — скульптурированная паренхима полностью одревесневает. Стенки ее клеток утолщаются и оказываются пронзенными щелевидными и округлыми порами. По утверждению некоторых авторов (Первухина, 1950), такие клетки, уже отмершие и заполненные воздухом, служат для передачи влаги из внешней среды к семени и для облегчения веса плода. Кроме того, перикарп с наполненными воздухом клетками является хорошей термоизоляцией для семени.

Поскольку клетки эпидермиса и хлорофиллоносной паренхимы все еще содержат хлоропласты, плод сохраняет свою зеленую окраску и остается мягким.

Ксилема сосудисто-волокнистых пучков ребер и фуникулюса целиком одревесневает, а флоэма частично одревесневает, частично же облитерируется. Появляются два небольшие сосудисто-волокнистые пучка в коммиссуральной плоскости, не сопровождаемые эфирномасличными каналами. В молодых плодах можно (на некоторых препаратах) встретить межклетники, образованные клетками, до известной степени напоминающими обкладочные. Являются ли эти группы клеток коммиссуральными эфирномасличными каналами, мы с уверенностью сказать не можем. Впрочем, С. Г. Тамамшян (1945) отмечает, что подобные каналы в плодах некоторых Зонтичных могут появляться в ранних фазах развития плода, а затем исчезают. К тому же, эти каналы часто замаскированы паренхимной тканью мезокарпа и различить их бывает трудно.

По мере своего развития эндосперм все более поглощает клетки интегумента и, наконец, от последнего остаются только наружный однослойный эпителий, футляр из спавшихся внутренних клеток вокруг эндосперма и часть облитерированных клеток на брюшной стороне семени (рис. 2, *А*). Место, занимавшееся ранее интегументом, теперь заполнено эндоспермом. Клетки эндосперма имеют хорошо различимые ядра и туго набиты алейроновыми зернами.

Зародыш дифференцирован еще не полностью, но семядоли уже выявились. Размеры зародыша: 0.10—0.20 мм в длину и 0.10—0.15 мм в ширину.

Достигнув через 5—6 дней фазы восковой спелости (четвертой), плод вырастает до своих максимальных размеров. Средняя длина мерикарпия 7 мм, ширина 2.5 мм; ширина боковых ребер 0.6 мм, ширина спинного ребра 0.3 мм. В процессе созревания плода мерикарпий постепенно меняет свою

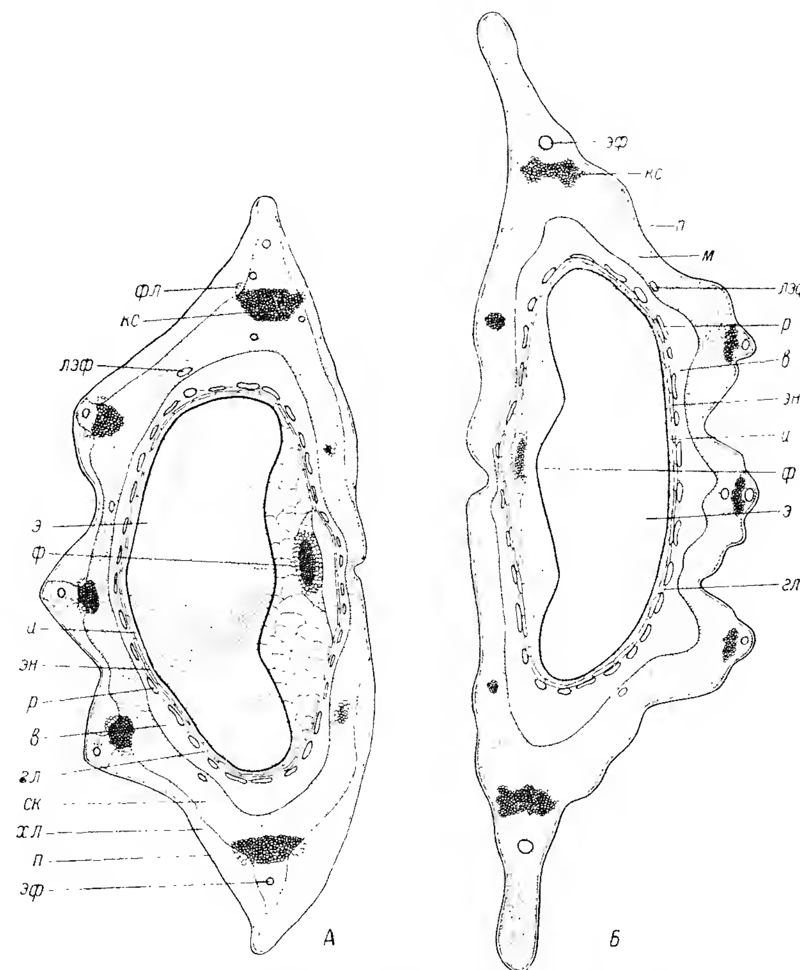


Рис. 2. Поздние фазы развития плода *Archangelica decurrens* (схема).

А — недозрелый плод (третья фаза развития); *Б* — зрелый плод (пятая фаза развития). *хл* — наружная хлоренхима мезокарпа; *ск* — скульптурированная паренхима мезокарпа. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

форму и из широкоэллиптического (в поперечном сечении) превращается в узкоэллиптический. Боковые ребра вытягиваются и утончаются, приобретая крыловидную форму. Часто одно крыло больше другого. Подстолбие со столбиками одревесневает. В мезокарпе околоплодника увеличивается зона одревеснения, захватывая многие клетки наружной хлоренхимы.

Вместе с ростом самого плода увеличивается и эндосперм, а также зародыш, который достигает теперь в длину 0.35—0.45 мм, а в ширину 0.20—0.25 мм. Дифференциация зародыша закончилась полностью. Легко различимы две хорошо развитые продолговатые семядоли, гипокотиль

с корешком и зачаток эпикотильной почки в виде чуть заметного бугорка между двумя семядолями.

Флоэмные элементы сосудисто-волокнистого пучка фуникулюса по большей части облитерируются, что вполне естественно — этот пучок перестал теперь играть какую-либо роль в питании семени, поскольку почти полностью прекратилась связь плода с материнским растением (кроме механической).

Ксилема всех реберных сосудисто-волокнистых пучков окончательно одревесневает, флоэма же частично облитерируется, а частично одревесневает и потому почти совсем не способна проводить питательные и пластические вещества.

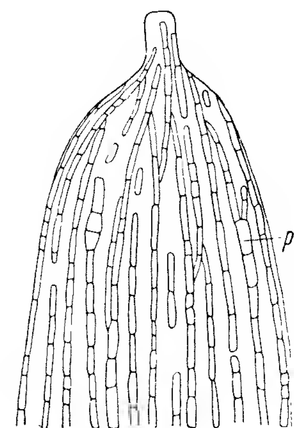


Рис. 3. Параэндокарпные эфирномасличные каналы плода *Archangelica decurrens* Ldb. (схема).

р — параэндокарпные эфирномасличные каналы.

Зрелый плод почти ничем не отличается от того, который был описан выше (рис. 2, *Б*). Разве только одревеснели все без исключения элементы мезокарпа и увеличился зародыш.

Коммиссуральная плоскость зрелого плода рассматриваемого вида почти не имеет ребор. Вторичные коммиссуральные ребра едва выражены в виде чуть заметных, сглаженных выпуклостей. Обкладочные клетки параэндокарпных каналов сильно сплющились и вытянулись в длину. Просветы каналов также большей частью сплющились. Если отпрепарировать эндокарп зрелого плода вместе с параэндокарпными каналами и одревесневшей глубинной паренхимой мезокарпа (рис. 3), то станет ясным, почему на поперечных срезах одного и того же плода количество параэндокарпных эфирномасличных каналов, их величина, форма и расстояние между каналами неодинаковы. На рисунке видно, что эфирномасличные каналы септированные и состоят из продолговатых сегментов разной длины. Между каналами образуются многочисленные анастомозы. Очень немногие каналы идут непрерывно от одного конца эндокарпа до другого, большинство из них раз или два прерывается на своем пути; здесь же заметны очень короткие, несегментированные каналы, они совершенно изолированы от остальной системы. Некоторые смежные каналы сливаются между собой в результате растворения боковых стенок, образуя один канал с широкой полостью и почти удвоенным числом обкладочных клеток. Оба полюса семени лишены параэндокарпных каналов.

Как было сказано выше, между глубинной и скульптурированной паренхимой мезокарпа благодаря разрыву слоев дезагрегации образуется большая полость. Вследствие этого семя, с прилегающим к нему эндокарпом, параэндокарпными каналами и глубинной паренхимой мезокарпа, легко отделяется от остальных элементов околоплодника. Это происходит в природе при длительном пребывании плода во влажной почве, причем сетка параэндокарпных эфирномасличных каналов остается вокруг семени очень долго, предохраняя его от загнивания. Для целей предохранения служит также и сплошной, толстый футляр вокруг семени, образованный сплавшимися клетками интегумента и, затем, видимо, кутинизированный.

Эндосперм зрелого семени окончательно принимает в поперечном сечении почковидную форму с выпуклостью в центре. Учитывая этот признак по классификации Коха (Koch, 1894), плод *A. decurrens* можно отнести к типу Orthospermae, куда относятся также *Aegopodium podagraria* L.,

Angelica silvestris L., *Pastinaca sativa* L., *Heracleum* sp., изученные Александровым и Климочкиной (1947). Зародыш зрелого семени (рис. 4) лежит в продолговато-яйцевидной полости, которая в свою очередь помещается в переднем конце эндосперма. Эта полость возникает благодаря ослизнению прилегающих к зародышу клеток эндосперма. В слизи растворены все питательные вещества, в усвояемой для зародыша форме, необходимые для его дальнейшего развития (Цингер, 1958). Между эндокарпом и полостью, в которой расположен зародыш, на переднем конце семени толщина слоя эндосперма составляет около 0.05 мм. Этот слой эндосперма, как показано некоторыми авторами для других представителей сем. Зонтичных (Николаева, 1948; Денисова, 1960), ассимилируется впоследствии растущим зародышем при его прорастании. По длине зародыш равен теперь 0.50—0.60 мм, ширина семядоли 0.25—0.30 мм. Поскольку зрелое семя имеет в среднем 5—6 мм в длину и 2.5 мм в ширину, то можно сказать, что зародыш меньше семени в 10 раз.

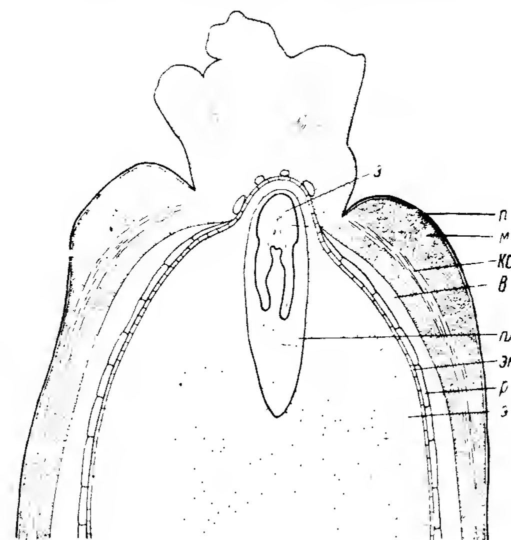


Рис. 4. Продольный разрез зрелого плода *Archangelica decurrens* (схема).

п — эпидермис; *м* — ткани мезокарпа; *кс* — сосудисто-волокнистые пучки; *в* — воздухоносная полость; *р* — параэндокарпные эфирномасличные каналы; *эн* — эндокарп; *э* — энодсперм; *з* — зародыш; *пл* — полость, в которой лежит зародыш.

Как было уже сказано, дифференциация зародыша на семядоли и гипокотиль с корешком осуществляется в еще более ранних стадиях развития плода. Корневой чехлик выражен слабо. При изучении большого количества зародышей мы обнаружили, что они бесцветные и, как правило, имеют одинаковую боченкообразную форму. Семядоли равны между собой, ширина их достигает обычно половины длины, а корешок такой же ширины, как и семядоли (рис. 5, *а*). Но встречаются зародыши, у которых при обычной ширине семядолей сравнительно узкие гипокотиль и корешок (рис. 5, *б*). У других зародышей наряду с нормальной шириной семядолей и корешка очень сужена подсемядольная зона (рис. 5, *в*). Некоторые зародыши по всей своей длине настолько узки, что ширина их семядолей оказывается в 3 раза менее длины (рис. 5, *г*). Изредка мы видели зародыши с корешком более широким, чем семядоли (рис. 5, *д*). У небольшого числа зародышей одна семядоля бывает в той или иной степени короче другой. Известно, что в сем. Зонтичных разная длина семядолей замечена у видов *Scandix*, *Myrrhidendron*, *Bunium*, *Muretia* (Mez, 1887; Haccius, 1952; Rodriguez, 1957). У всех других видов семейства, как правило, семядоли зародыша по длине одинаковы. Из 4000 зародышей семян изучаемого вида только пять особей имели вместо двух три семядоли одинаковой длины.

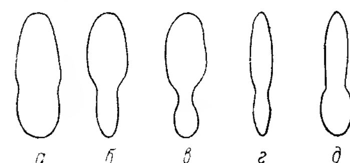


Рис. 5. Различные формы зародышей семян *Archangelica decurrens* (схема).

а — нормальный зародыш; *б* — семядоли зародыша шире оси; *в* — наиболее узкая часть — подсемядольная зона; *г* — ненормально тонкий зародыш; *д* — ось зародыша шире семядолей.

У зародыша зрелого семени *A. decurrens* хорошо развиты прокамбиальные тяжи. Единственный прокамбиальный тяж, поднимающийся из корешка, у основания семядолей разделяется на два. В семядоле каждый тяж делится на три, так же как это было прослежено нами у зародыша *Caropodium platycarpum* (Тамамшян и Денисова, 1959).

Выводы

1. По мере созревания плода *A. decurrens* коммиссура между двумя мерикарпиями все более утончается; еще до полного созревания плод распадается на два мерикарпия, свободно висящих на карпофоре и прикрепленных к нему центральной частью основания стилоподия; постепенно плод из широкоэллиптического становится узкоэллиптическим.

2. По мере созревания плода паренхимные клетки мезокарпа одревесневают. Между скульптурированной и глубинной паренхимой мезокарпа благодаря разрушению слоя дезагрегации образуется воздухоносная полость, служащая, видимо, в качестве термоизолятора и для облегчения веса плода.

3. Размеры плода достигают своего максимума еще до полного созревания — в фазе «восковой спелости».

4. В ранних фазах развития плода сосудисто-волокнистые пучки ребер представлены небольшим количеством элементов ксилемы, лежащей ковнутри от хорошо выраженной флоэмы. В дальнейшем, по мере созревания плода, элементов ксилемы становится все больше, флоэма почти полностью облитерируется, а меньшая ее часть одревесневает.

5. Ксилемные элементы сосудисто-волокнистого пучка фуникулюса окружены со всех сторон флоэмой. Этот пучок увеличивается в размерах до тех пор, пока в полной мере поддерживается связь плода с материнским растением. С одревеснением плода флоэмные элементы сосудистого пучка фуникулюса в большей своей части облитерируются.

6. Начиная с ранних фаз развития плода, вплоть до его полной зрелости, в клетках эпидермиса и на периферии мезокарпа находится очень много друз оксалата кальция.

7. В околоплоднике *A. decurrens* наблюдается три системы эфирномасличных каналов: параэндокарпные, реберные и ложбиночные каналы. Наибольшее значение для растения имеют параэндокарпные каналы, образующие густую защитную сеть вокруг семени. Эти каналы септированные, прерывистые, образуют анастомозы. Количество их с возрастом плода не увеличивается. Все каналы возникают очень рано, еще в завязи цветка. Обкладочные клетки всех трех систем эфирномасличных каналов построены по одному и тому же типу.

8. Интегумент семени, в первых фазах развития плода представляющий собою мощное образование, по мере созревания семени все более растворяется. Бо́льшая часть его клеток облитерируется, будучи использована на питание растущего организма, а внутренняя спадается, образуя вокруг эндосперма сплошной футляр, служащий защитой семени.

9. Семяпочка после оплодотворения начинает быстро разрастаться. Вскоре эндосперм принимает характерную для данного вида почковидную (на поперечном разрезе) форму. В клетках эндосперма заметно большое ядро, а вокруг него много алейроновых зерен. Почти вся масса зрелого семени состоит из эндосперма.

10. Зардыш семени развивается значительно медленнее, чем эндосперм. Полная дифференциация его на семядоли, гипокотиль с корешком и зачаток эпикотильной почки наступает в конечных фазах развития плода. У данного вида встречается пять форм зародышей, различающихся по соотношению ширины семядолей и корешка. Иногда семядоли разнятся по длине. Очень редко встречается трехсемядольный зародыш. Полость, в которой лежит зародыш, заполнена слизью с растворенными в ней питательными веществами, необходимыми для роста зародыша.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. и Л. В. Климочкина. (1947). История развития основных типов строения плодов зонтичных. Тр. БИН АН СССР, сер. I, 6. — Александров В. Г. и Н. В. Первухина. (1952). К физиологической трактовке структурного развития завязи и плода зонтичных (на примерах *Heracleum* и *Scandix*). Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 3. — Денисова Г. А. (1960). Некоторые вопросы биологии прорастания семян *Caropodium platycarpum* (Boiss. et Hausskn.) Schischk. и *Echinophora trichophylla* Smith. Бот. журн., 2. — Иванов Н. Н., В. Ф. Григорьева, А. И. Ермаков. (1929). О содержании эфирного масла при процессах созревания и прорастания. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекц., XX1, 4. — Козо-Полянский Б. М. (1914). О филогении родов *Umbelliferae* Кавказа. Тр. Тифлисск. Бот. сада, XVI. — Николаева М. Г. (1948). Зависимость прорастания некоторых зонтичных от состояния покровов зародыша (на примере видов *Ferula*). Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 6. — Нилов В. И., В. В. Вильямс и Л. А. Михельсон. (1926). О превращениях эфирных масел в растениях. Зап. Гос. никитск. оп. бот. сада, X, 3. — Первухина Н. В. (1950). О филогенетическом значении некоторых признаков строения плода зонтичных. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, I. — Тамамшян С. Г. (1945). О ценности некоторых диагностических признаков в сем. Зонтичных. Сов. бот., XIII, 4. — Тамамшян С. Г. и Г. А. Денисова. (1959). Морфология зародышей и проростков *Caropodium platycarpum* (Boiss. et Hausskn.) Schischk. и *Echinophora trichophylla* Smith. Бот. журн., 4. — Цингер Н. В. (1958). Семя, его развитие и физиологические свойства. — Boratynska W. (1956). Rozwoj przewodow wydzielniczych w Kolendrze siewnej (*Coriandrum sativum* L.). Biuletyn naukowy Rok, II, 1 (5). — Briquet J. (1922—1924). Carpologie comparee de l'*Archangelica officinalis* Hoffm. and *Peucedanum palustre* (L.) Moench. Candollea, I. — Haccius B. (1952). Verbreitung und Ausbildung der Einkemblattrigkeit bei der Umbelliferen. Österreich. bot. Zeitschr., 99, 4. — Klan Z. (1947). Srovnavàci anatomie plodů rostlin okoličnatych. — Koch C. D. (1894). Generum Tribuumque Plantarum umbelliferarum Nova Dispositio. Nova Acta phys.-med. Academ. caesar. Leopoldino Carolinae, 12, 1. — Leimbach R. (1951). Die ätherischen Öle-Halle-Saale, 1—6. — Mez C. (1887). Beiträge zur Kenntnis des Umbelliferen-Embryos. Verhand. d. Bot. vereins der Prov. Brandenb., 29. — Moynier de Villepoix R. (1878). Recherches sur les canaux secreteurs du fruit des Ombelliferes. Ann. d. Sciens. nat., ser. 6, 5. — Rodriguez R. L. (1957). Systematic anatomical studies on *Myrrhidendron* and other woody Umbellales. Univ. of California Publicat. in Botany, 29, 2. — Veuillet J. M. (1959). Contribution a l'etude morphologique et anatomique du genere *Elaeoselinum* an Maroc.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

THE DEVELOPMENT OF THE FRUIT OF *ARCHANGELICA DECURRENS* LDB.

By G. A. Denisova

SUMMARY

The development of the *A. decurrens* fruit from the moment of fertilization of the ovule has been studied on a number of series of microtomic sections. Three different systems of essential-oil channels and five different forms of the embryo are described. The development and the differentiation of the embryo have been traced. It was observed that the development of the embryo proceeds more slowly than that of the endosperm.

Р. С. Верник

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ПРОИЗРАСТАНИЯ ОРЕХОВОПЛОДОВЫХ ЛЕСОВ В БОСТАНДЫКСКОМ РАЙОНЕ УЗБЕКИСТАНА

С 2 рисунками

(Получено 20 VI 1961)

Бостандыкский район является единственным в Узбекистане, где на значительных площадях произрастают естественные ореховоплодовые леса. Они занимают около 1600 га, располагаясь не сплошным массивом, а отдельными рощами на склонах северных экспозиций, по лощинам и вдоль саев. Плодоводство — одна из основных отраслей хозяйства в районе, при правильном ведении его район может стать плодовой базой всесоюзного значения.

Ореховоплодовые леса играют также большую водоохранную роль. Они регулируют сток дождевых и талых вод, обеспечивая этим положительный водный баланс для хлопководческих районов. Кроме того, располагаясь вблизи столицы республики, эти леса, с их живописными ландшафтами и благоприятными климатическими условиями, могут служить прекрасным местом для домов отдыха и санаториев. Таково в кратких словах значение этой растительности для хозяйства республики. Она довольно подробно описана в работах П. С. Чабан (1941), Б. А. Быкова (1956) и В. Н. Павлова (1959).

Нужно сказать, что леса занимают лишь незначительную часть пригодных для лесоводства земель. На больших площадях они вырублены и изрежены. Древесная растительность сменилась степной. Характерный для древесно-кустарниковой растительности почвенный покров также в значительной части нарушен смытыми и эродированными участками. В результате многовековой неправильной хозяйственной эксплоатации бóльшая часть лесов в Бостандыкском районе имеет неудовлетворительную полноту (0.2—0.4), количество стволов ореха (*Juglans regia* L.) на 1 га меньше 50 штук, а подрост и возобновление почти отсутствуют. Полноценные участки ореховоплодового леса сохранились лишь на территории лесхозов, где они находятся под охраной государства.

Территориальная ограниченность распространения ореховоплодовых лесов, их неудовлетворительное состояние в сочетании с высокой хозяйственной ценностью выдвигают вопрос о расширении площадей под этой растительностью и о восстановлении изреженных массивов, а также о заповедании отдельных наиболее ценных урочищ ореховоплодовых лесов.

Знание экологических особенностей произрастания лесов является необходимой предпосылкой для успешного проведения облесительных работ, правильного выбора ассортимента пород и размещения их в сложных условиях горного рельефа района.

Такая работа была проведена на Бостандыкском горно-геоботаническом стационаре Института ботаники АН УзССР, расположенном на высоте 1050 м над уровнем моря, в урочище Кайнарсай (правый приток р. Пскем, юго-восточный скат Угамского хребта, вблизи с. Сыджак). Это одно из типичных мест распространения ореховоплодовых лесов. Геоботаническая характеристика орешников Кайнарсая дана в специальной работе (Верник, Камалов, 1960). Орешники здесь, как и повсюду в районе, тяготеют к склонам северной экспозиции, а также к отрицательным элементам рельефа. Склоны южной экспозиции заняты в основном яблоневым, алычевым, боярышниковым редколесьем и посадками миндаля. Но среди этой растительности на южных склонах встречаются единичные деревья грецкого ореха.

Гидротермические условия района благоприятны для произрастания влаголюбивых ореховоплодовых лесов, однако режим влажности здесь более жесткий, чем в зоне ореховоплодовых лесов Ферганского хребта. Среднее многолетнее годовое количество осадков для сел. Сыджак 947.2 мм (Павлов, 1959). Климат сохраняет характерную для южной части Средней Азии особенность — лето здесь сухое и жаркое, за период вегетации выпадает всего третья часть осадков, в то время как в ореховых лесах Ферганского хребта за вегетационный сезон выпадает 50% годовых осадков, т. е. около 500 мм (Лупинович, 1949).

На Бостандыкском стационаре в 1958—1960 гг. проводилось изучение режима влажности почв, температурного режима и влажности воздуха в различных ассоциациях ореховоплодового леса и на склонах разных экспозиций, а также велись наблюдения за жизненным состоянием и развитием грецкого ореха в этих условиях.

На северо-восточном склоне были заложены три постоянные пробные площадки размером 20 × 25 м, характеризующие типичные ассоциации ореховоплодового леса, резко различающиеся между собой по производительности и возобновлению грецкого ореха, по сомкнутости крон и травяному покрову. Приводим краткое описание пробных площадей.

Участок 1. Мятликовый орешник (Juglandetum poosum). Сомкнутость крон ореха 0.6, общая сомкнутость крон деревьев 0.6, естественное возобновление ореха хорошее — 1600 сеянцев на 1 га, имеется благонадежный подрост. В травяном покрове с июня месяца преобладают мятлики: *Poa nemoralis* и *P. angustifolia*.

Почва покрыта полуразложившейся подстилкой (0—0.5 см) из сухих листьев и веточек. Дерновый горизонт мощностью 0.5—6 см, бурый, комковатой структуры, пронизан корнями мятлика борового. С глубины 105 см залегает почвообразующая порода — лёсс.

По механическому составу почвы тяжелосуглинистые по всему профилю. Количество частиц менее 0.01 мм колеблется в пределах от 46.02 до 54.78%. Карбонатный горизонт залегает с глубины 105 см; содержание гумуса значительно только в дерновом горизонте (4%) (табл. 1).

Участок 2. Осоковый орешник (Juglandetum caricosum). Сомкнутость крон ореха 0.3, общая сомкнутость крон деревьев 0.4. Естественное возобновление ореха почти отсутствует — сеянцев до 50 штук на 1 га, подроста нет. В травяном ярусе доминируют осока туркестанская (*Carex turkestanica*), осока черноколосиковая (*C. melanostachya*).

В отличие от вышеописанного орешника почвенная подстилка здесь не выражена. Дерновый горизонт до глубины 7 см по цвету и структуре близок к вышеописанному. Отличается плотным задернением корнями осок. С глубины 60 см начинается карбонатный лёссовидный суглинок. По сравнению с мятликовым орешником почвы здесь менее мощные, с более высоким залеганием карбонатов. По механическому составу они еще более тяжелые по всему профилю. Количество частиц менее 0.01 мм

ТАБЛИЦА 1

Данные химического и механического анализов[1] (в % к воздушно-сухой почве)

Участки	Глубина взятия образцов (в см)	Гумус (по Тюрину)	% CO_2	Сухой остаток	Щелочность: от норм. карб. в CO_3	Щелочность: общая в HCO_3	Ионы Cl'	Ионы SO_4''	Содержание физической глины (< 0.01)
Мятликовый орешник, С-В склон	0.5—6	4.08	1.63	0.134	0.051	0.041	0.007	0.002	51
	6—17	3.27	2.46	0.096	0.051	0.043	0.003	0.009	50
	17—40	2.37	2.66	0.074	0.051	0.040	0.003	0.015	52
	40—105	1.67	2.66	0.074	0.042	0.030	0.003	0.009	54
	105—135	1.25	8.40	0.084	0.046	0.043	0.003	0.006	51
	135—170	0.97	12.91	0.064	0.046	0.040	0.003	0.012	50
Осоковый орешник, С-В склон	0—17	4.61	1.61	0.075	Нет	0.041	0.001	0.007	57
	17—40	1.94	2.35	0.065	»	0.029	0.001	0.007	61
	40—60	1.24	3.72	0.051	»	0.029	0.001	0.007	55
	60—80	0.92	10.04	0.050	»	0.026	0.001	0.006	50
Бузульниково-алычевый орешник, С-В склон	2—16	7.14	1.49	0.070	Нет	0.039	0.001	0.005	59
	16—48	0.92	7.68	0.046	»	0.025	0.001	0.007	61
	48—60	0.61	10.65	0.057	»	0.026	0.001	0.007	56
Миндальник, С-В склон	0—17	1.89	1.87	0.078	Нет	0.026	0.002	0.004	56
	17—34	1.00	5.72	0.085	»	0.027	0.003	0.003	59
	34—47	0.66	6.57	0.054	»	0.027	0.002	0.003	58
	47—75	0.49	7.17	0.056	»	0.028	0.004	0.003	59
	75—110	0.64	5.48	0.054	»	0.027	0.003	0.003	58
	110—150	0.47	7.53	0.058	»	0.027	0.003	0.004	53
Миндальник, Ю склон	0—2	3.66	6.33	0.08	Нет	0.042	0.002	0.005	59
	2—50	1.46	7.05	0.08	»	0.036	0.006	0.016	59
	50—70	0.31	2.71	0.05	»	0.025	0.003	0.004	65
	70—130	0.19	3.92	0.06	»	0.027	0.004	0.004	63
	130—150	0.16	15.18	0.05	»	0.025	0.002	0.002	52

колеблется в пределах от 50 до 61%. Гумус сосредоточен в горизонте 0—17 см в количестве 4.6% (табл. 1).

Участок 3. Бузульниково-алычевый орешник (Juglandetum prunoso-liguláriosum). Сомкнутость крон ореха 0.4, общая сомкнутость древесного яруса 0.8. Обильно развит подлесок из алычи (*Prunus sogdiana*) — сомкнутость 0.5—0.6. Естественное возобновление ореха удовлетворительное — 1000 сеянцев на 1 га, подрост удовлетворительный. В травяном ярусе доминируют бузульник Томсона (*Ligularia thomsoni*) и бузульник персидский (*L. persica*).

Поверхность почвы покрыта полуразложившейся подстилкой из опавших листьев и веточек толщиной 2 см. По механическому составу почвы близки к вышеописанным. Количество частиц менее 0.01 мм колеблется в пределах от 56 до 61%. Дерновый горизонт более богат гумусом — 7%, однако карбонаты располагаются высоко — с 20 см, и их количество быстро увеличивается с глубиной (табл. 1). Это характеризует почвы под бузульниково-алычевым орешником как наиболее молодые и слабо выщелоченные.

Как видно из табл. 1, почвы трех сравниваемых участков имеют близкий химический и механический состав. Они относятся к типу бурых лесных почв (Глазовская, 1956), незасоленные, слабо выщелоченные, величина

[1] Анализы сделаны в лаборатории Института «Средазгипроводхлопок».

pH колеблется в пределах 6.7—6.9, гумус сосредоточен в дерновом горизонте и резко уменьшается с глубиной. По механическому составу—почвы тяжелосуглинистые по всему профилю.

Определение режима влажности почв проводилось с 21 мая по 5 сентября 1958 г. через каждые 10 дней. В мае влажность почв была одинакова на всех трех участках, по всему профилю она колебалась в пределах 26—34% (при максимальной влагоемкости 36%). Летом, в бездождный и жаркий период, иссушение почвы на всех участках идет сравнительно одинаково. Наименьшая влажность в 1958 г. была зарегистрирована в конце августа—начале сентября. В мятликовом орешнике она была равна 12—14% по всему профилю, в осоковом и бузульниковом она изменялась от 17% в верхних слоях почвы до 13—14% на глубине 150 см. Коэффициент завядания, вычисленный экспериментально для грецкого ореха по генетическим горизонтам всех участков, изменялся в пределах 6—10%; следовательно, процент влаги в 1958 г. не опускался ниже физиологически усвояемой.

В 1959 г. с 15 июля было проведено повторное четырехкратное определение влажности почв на этих площадках, в сроки: 15 июля, 3 августа, 20 августа и 21 сентября, т. е. в период наибольшей сухости почв. Данные 1959 г. подтвердили результаты 1958 г. : дефицита влаги в почве не было (рис. 1).

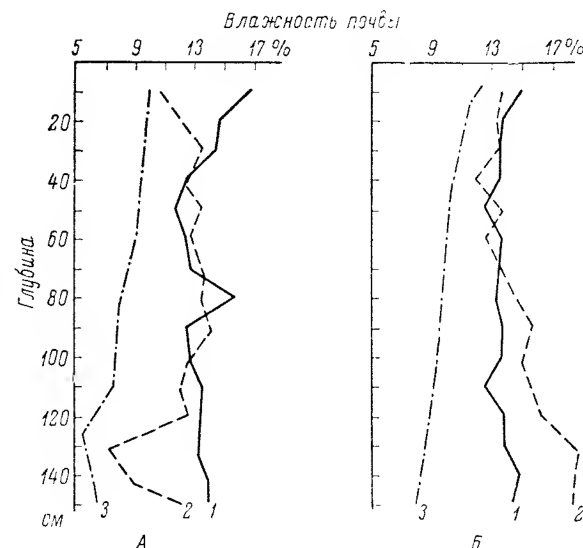


Рис. 1. Влажность почвы (в % от сухой навески) в ореховом лесу.

А — осоковый орешник: *1* — 21 августа 1958 г.; *2* — 20 августа 1959 г.; *3* — влажность завядания. *Б* — мятликовый орешник: *1* — 21 августа 1958 г.; *2* — 20 августа 1959 г.; *3* — влажность завядания.

Ореховоплодовые леса в основном расположены на массивах с мощной мелкоземистой почвой. Участки со смытой почвой, где почти с самой поверхности залегают карбонатные породы, заняты посадками менее требовательного к почвенным условиям миндаля (*Amygdalus communis*) среди сохранившихся единичных деревьев яблони Сиверса (*Malus sieversii*), алычи (*Prunus sogdiana*), боярышника понтийского (*Crataegus pontica*), вишни махалепской (*Cerasus mahaleb*).

По работам В. И. Запрягаевой (1951) известно, что в условиях Таджикистана (Гиссарский хребет) ограничивающим фактором для произрастания грецкого ореха на склонах южной экспозиции является недостаток влаги и высокие температуры поверхности почвы. В связи с этим Запрягаева рекомендует разводить грецкий орех только на склонах северной экспозиции, на участках с мощным почвенным покровом.

Для определения различий в экологическом режиме склонов различной экспозиции в условиях данного района в 1960 г. были проведены наблюдения за влажностью почвы, воздуха, температурой почвы и воздуха на четырех участках: под кроной ореха на северо-восточном и южном склонах и среди посадок миндаля на этих же склонах. Участки располо-

жены на одной абсолютной высоте. Почвы взятых участков близки между собой по механическому составу, однако под миндальниками они залегают на третичных глинах, бедны гумусом, очень смыты, благодаря чему высококарбонатны с самой поверхности (табл. 1).

Миндальники северного и южного склонов очень близки по характеру растительности, для орехового же леса достаточно сходные участки подобрать не удалось: на северном склоне наблюдения проводились в вышеописанном мятликовом орешнике, а на южном склоне это была небольшая группа редко расставленных деревьев ореха среди разреженных зарослей яблони Сиверса, алычи и боярышника туркестанского. Сопровождающие грецкий орех мезофильные травянистые растения не выходили за пределы крон. В радиусе крон встречался самосев орехов.

Определение влажности показало, что на склонах южной экспозиции за летний период происходит более интенсивное иссушение почвы (табл. 2). В июне—июле влажность почвы под орехом на северо-восточном склоне была на 3—4% выше по всему профилю, чем на южном. В миндальнике такое же различие имеет место для верхнего горизонта почвы (0—40 см), достигая максимума влажности в конце августа—начале сентября — 5—6% в горизонте 0—30 см.

Как видно из табл. 2, бурая лесная почва в самый сухой период даже на южных склонах содержит 10—14% влаги, что выше коэффициента завядания грецкого ореха для этих почв. Следовательно, на участках с мощными бурыми лесными почвами режим влажности склонов не является препятствием для произрастания здесь ореховых лесов.

Иной режим влажности создается на лишенных древесного полога или засаженных миндалем участках со смытыми почвами. В таких условиях возрастает неблагоприятное влияние экспозиции и в верхних горизонтах почв южного склона создается дефицит влаги. В этом заключается основное препятствие для разведения грецкого ореха на южных смытых склонах.

Влияние неблагоприятного водного режима южных склонов усиливается другими экологическими факторами. Изучение относительной влажности воздуха на склонах различной экспозиции при одной абсолютной высоте под пологом орехового леса и на открытом месте (в посадках миндаля) показало, что летом в дневные часы относительная влажность воздуха на южном склоне даже под кроной ореха снижалась до 18%, в то время как на северо-восточном склоне в эти же часы она была равна 33—35% (рис. 2). Средняя дневная температура поверхности почвы южных склонов на 6—8° выше, чем северных. На незащищенных древесным пологом участках она достигает 40°, в то время как под кроной ореха даже на южном склоне не превышает 33.8°. Максимальная температура поверхности почвы на южном склоне также, как правило, более высокая, чем на северном, достигая на незащищенных древесным пологом участках 62°, в то время как под кронами она не поднимается выше 50° (табл. 3).

Как видно из приведенных исследований, существуют значительные различия в экологическом режиме на склонах северной и южной экспозиции. Низкая влажность воздуха и высокие температуры на южных склонах затрудняют посадки грецкого ореха. В таких условиях саженцы, выращиваемые в питомниках на поливе, погибают, или, в лучшем случае (на хороших почвах), рано сбрасывают листья и уходят в покой. Однако даже в редколесьях грецкого ореха температурный режим значительно смягчен там наблюдается нормальное состояние спелых деревьев и удовлетворительное развитие самосева.

На основании микроклиматических показателей и данных по водному режиму почв мы считаем возможным разведение грецкого ореха на склонах южной экспозиции на участках с мощным почвенным покровом.

ТАБЛИЦА 2

Влажность почвы на склонах различной экспозиции в урочище Кайнарсай

Глубина (в см)	Влажность почвы в процентах от сухой навески			
	мятликовый орешник, северо-восточный склон	ячменный орешник, южный склон	миндальник, северо-восточный склон	миндальник, южный склон
21 июня 1960 г.				
0—10	22.39	17.95	14.00	8.98
10—20	19.68	15.33	14.35	10.90
20—30	19.66	16.73	15.32	13.03
30—40	21.20	15.24	17.39	14.18
40—50	20.60	15.89	18.20	16.30
50—60	19.55	16.76	19.42	17.00
60—70	20.94	17.74	19.63	17.20
70—80	20.62	18.80	20.48	16.97
80—90	20.88	18.38	20.45	18.30
90—100	21.55	18.44	20.68	19.48
100—110	21.77	18.82	20.60	18.70
110—120	21.70	18.91	20.71	19.11
120—130	24.66	18.77	20.04	19.17
130—140	23.96	19.39	19.91	19.30
140—150	23.34	20.07	19.91	19.32
31 июля 1960 г.				
0—10	12.50	11.94	10.72	7.07
10—20	12.73	11.50	11.26	8.29
20—30	13.00	11.74	11.91	9.65
30—40	12.56	12.46	12.29	9.70
40—50	13.06	12.60	12.44	9.74
50—60	13.30	11.94	13.46	11.12
60—70	14.98	12.17	12.79	11.97
70—80	16.30	12.85	13.61	12.08
80—90	16.39	13.26	15.83	13.10
90—100	18.14	13.77	16.63	14.77
100—110	17.78	14.44	16.93	14.41
110—120	17.64	14.46	17.43	14.54
120—130	19.44	14.86	18.30	15.41
130—140	20.24	15.56	16.80	16.12
140—150	20.65	16.41	17.60	16.53
25 августа 1960 г.				
0—10	6.01	9.75	7.80	2.03
10—20	10.33	9.98	9.45	2.70
20—30	10.05	11.45	8.53	3.70
30—40	11.07	11.62	9.98	6.50
40—50	10.53	10.62	9.77	7.55
50—60	10.00	10.72	10.07	8.19
60—70	10.04	11.00	9.71	11.67
70—80	11.59	11.95	9.89	12.10
80—90	11.38	11.67	10.63	13.14
90—100	12.45	12.13	10.80	14.37
100—110	14.26	12.23	10.32	14.51
110—120	16.01	11.98	10.21	14.22
120—130	18.09	12.32	10.50	12.79
130—140	18.85	14.83	11.32	13.78
140—150	14.90	13.88	11.71	15.66

ТАБЛИЦА 3

Температура на поверхности почвы

Даты наблюдений	Средняя за день температура				Максимальная температура			
	орешник		миндальник		орешник		миндальник	
	С-В склон	Ю склон	С-В склон	Ю склон	С-В склон	Ю склон	С-В склон	Ю склон
5 VIII	20.8	29.3	—	36.2	28.5	47.0	55.0	55.0
9 VII	24.4	27.2	32.8	40.2	31.8	35.0	53.0	60.0
20 VII	20.1	27.0	29.0	33.1	35.0	47.5	43.0	55.0
25 VII	24.4	29.4	34.4	37.0	41.0	47.0	48.0	57.0
30 VII	23.4	27.9	28.5	39.0	44.1	50.0	50.0	58.5
5 VIII	22.5	27.8	29.9	38.5	47.0	50.0	48.0	62.5
10 VIII	27.5	33.8	35.2	40.0	47.0	50.0	51.0	60.0

Мы склонны считать, что безлесье южных склонов не обусловлено их экологическим режимом, но является результатом многовековой хозяйственной деятельности человека, который расчищал площади под посевы, вырубал деревья на топливо, выжигал из них древесный уголь для выплавки железа. На северных склонах происходит естественное восстановление лесов, но на южных склонах освободившуюся от леса площадь заняла степная растительность, изменился экологический режим местности и древесная растительность не восстанавливается. Лишь одиночные ксерофильные деревья и кустарники находят себе место среди травяного покрова, как-то: *Pistacia vera*, *Crataegus pontica*, *Rosa kokanica*. Встречающиеся среди них единичные растения подлеска: *Prunus sogdiana* и *Crataegus turkestanica*, являются остатками ранее господствовавшего здесь лесного фитоценоза.

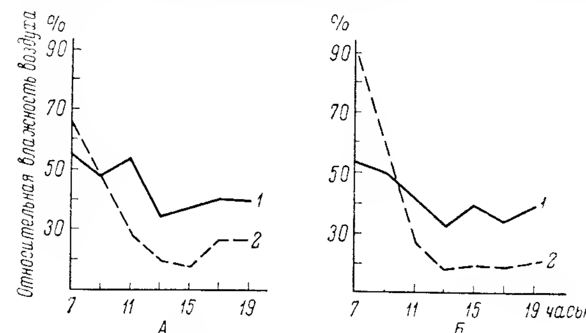


Рис. 2. Дневной ход изменений относительной влажности воздуха 30 июля 1960 г.

А — под кроной ореха: 1 — на северо-восточном склоне; 2 — на южном склоне. Б — среди посадок миндаля: 1 — на северо-восточном склоне; 2 — на южном склоне.

Большие массивы смытых почв — результат проводившейся прежде распашки склонов. Эти территории особенно трудны для освоения. Учитывая относительно неблагоприятные экологические условия, восстановление древесной растительности на таких участках должно вестись путем посадок более ксерофильных по сравнению с грецким орехом пород — яблони, миндаля, фисташки, унаби и др.

В редколесья, на участках с мощной бурой почвой, можно с успехом вводить грецкий орех, но не посадками, а осенним посевом при строгом соблюдении агротехнических мероприятий по уходу. Естественное притенение существующей древесной растительности и соответствующая агротехника обеспечат сеянцам нормальное развитие. Достигнув зрелости, орех сам создаст фитоклимат, обеспечив насаждению дальнейшее самовозобновление.

Создание ореховоплодовых лесов значительно улучшит микроклиматические условия, почвы и режим влажности южных склонов.

ЛИТЕРАТУРА

Быков Б. А. (1956). Растительные группировки Бостандыкского района. В кн.: «Природа и хозяйственные условия горной части Бостандыка». — Верник Р. С., Ш. Камалов. (1960). Ореховые леса урочища Кайнарсай Бостандыкского района Узб. биолог. журн., 1. — Глазовская М. А. (1956). Почвы Бостандыкского района. В кн.: «Природа и хозяйственные условия горной части Бостандыка». — Запрягаева В. И. (1951). Биологические особенности древесных пород. Ущелье Кондара. (Опыт биологической монографии). — Лупинович И. С. (1949). Основные результаты работ южно-киргизской комплексной экспедиции. В кн. «Плодовые леса Южной Киргизии и их использование». — Озол А. М. и Е. И. Хорьков. (1958). Грецкий орех, его интродукция и акклиматизация. — Павлов В. Н. (1959). Растительность Бостандыка и перспективы ее использования. Изв. АН Каз. ССР, 1 (4). — Чабан П. С. (1941). Казахстанские субтропики. Бостандыкский район Казахской ССР. В сб. «Материалы исследования растительности Казахстана», Тр. Каз. ФАН СССР, 20.

Институт ботаники
Академии наук Узбекской ССР.

SITE CONDITIONS OF THE WALNUT-AND-FRUIT-TREES FORESTS IN THE BOSTANDYK DISTRICT OF UZBEKISTAN

By R. S. Vernik

SUMMARY

The paper gives a comparative characterization of the site conditions of the walnut-and-fruit-trees forests on the northern and southern slopes of the Ugam mountain range.

Despite the hot rainless summer, no water deficiency was observed in the soil under these forests, even on the southern slopes. This suggests the possibility of growth of such forests on the slopes facing any quarter.

However, on the bare treeless mountain slopes there prevail eroded thin soil layers characterized by more unfavourable moisture regime. The water deficiency is here aggravated by the high temperatures of the soil surface and the low relative air humidity.

Considering the afforestation as being possible on the slopes facing any quarter, wherever there is a thick layer of brown soil, the author recommends two successive stages for forest planting on the southern slopes: more xerophytic trees, such as the apple-tree, the myrobalan plum and the almond should be planted first, while the walnut should be added later by direct pre-winter seeding.

ТОМ 46 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1961, № 12

В ПОМОЩЬ НАРОДНОМУ ХОЗЯЙСТВУ СССР

А. А. Евлахова

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭНТОМОПАТОГЕННЫХ ГРИБОВ В БОРЬБЕ С ВРЕДНЫМИ НАСЕКОМЫМИ

(Получено 23 V 1961)

Настоящее сообщение посвящено обзору исследований, проводимых по грибным возбудителям, и определению дальнейших задач в изучении и практическом использовании энтомопатогенных грибов.

Значение грибов как энтомопатогенных организмов не ограничивается заражением насекомых от прямого контакта с внесенным заразным началом, так называемой первичной инфекцией. Будучи внесенными в виде биопрепарата, грибные организмы становятся частью биоценоза; они распространяются в данной местности, образуя постоянно действующие очаги инфекции, регулируя численность одного или нескольких видов насекомых.

Среди энтомопатогенных грибов имеется несколько групп, биологические особенности которых определяют их значение в подавлении численности вредных насекомых в природе и в использовании их для биологической борьбы.

Так, большое значение в подавлении массовых вспышек размножения вредных насекомых имеют болезни, вызываемые грибами сем. *Entomophthoraceae* класса фикомицетов. Грибы родов эмпуза и энтомофтора вызывают внезапно возникающие в отдельных очагах и быстро распространяющиеся на огромные площади эпизоотии, приводящие к массовому вымиранию многих вредных насекомых.

Описания таких эпизоотий среди саранчовых, яблонной медяницы, сосновой совки и многих других насекомых приводятся многими авторами (Еремеева, 1925; Woll u. Krause, 1925; Кириченко, 1926; Предтеченский, 1928, 1940; Зимин, 1937; Müller-Kögler, 1941, и др.).

Лаборатория микробиометода Всесоюзного института защиты растений (ВИЗР) за последнее время имеет аналогичный материал по эпизоотиям итальянского пруса в Молдавии, Краснодарском крае и Саратовской обл., медведицы и дубовой хохлатки в Воронежской обл., кольчатого шелкопряда в Закарпатье — и по совке-гамме в Ленинградской и Воронежской областях.

Особенность энтомофторовых грибов, как облигатных паразитов, определяет их сравнительно узкую специализацию в отношении насекомых-хозяев.

Высокая требовательность к условиям внешней среды, «эфемерность» конидий, сохраняющих способность к прорастанию только в течение десятков часов с момента отделения их от конидиеносцев, значительно ограничивают возможности использования этих грибов для практических

целей. Сохранение инфекционного начала в природе обеспечивается у этих грибов существованием зимующей стадии — покоящихся спор.

До недавнего времени культура энтомофторовых грибов была возможна только на синтетических средах сложного состава (Sawyer, 1929; Wolf, 1951). В последнее время получены новые данные по культивированию нескольких видов энтомофторовых грибов родов эмпуза и энтомофтора на жирном молоке, коагулированном желтке куриного яйца и некоторых других средах (Müller-Kögler, 1959).

Данные об использовании энтомофторовых грибов для борьбы с вредными насекомыми за последние годы исчерпываются несколькими работами. Наибольший интерес представляют работы Холла и Дана (Hall a. Dunn, 1958) и Холла (Hall, 1959) о применении нескольких видов гриба эмпуза для борьбы с люцерновой тлей (Therioaphis maculata Buckt.) в 9 районах Калифорнии.

В результате рассылки 1754 культур в парафинированных картонных коробках, приготовленных фирмой Ньютрилейт Продактс, и распространения грибов на полях люцерны, заселенных тлей, был получен положительный результат на тех полях, где естественного заболевания не наблюдалось. Авторы пришли к заключению, что данный метод может оправдать себя при наличии определенных условий, а именно: при большой численности тли, благоприятных микроклиматических условиях и достаточной вирулентности культуры.

Представляет большой интерес использование данных об энтомофторовых эпизоотиях для прогнозов. Первая такая попытка была сделана В. В. Яхонтовым (1953) в Узбекистане. На основании наблюдений над эпизоотиями фитономуса, вызванными грибом *Entomophthora sphaerosperma* Fres. в 1955 г., он дал прогноз эпизоотий на 2 года вперед. На необходимость включения данных по заболеваниям насекомых при составлении прогнозов их массового размножения указывают Драховская с соавторами (Drachowska и др., 1957), Я. Вейзер (1959) и другие.

Приведенные данные указывают на перспективность изучения группы энтомофторовых грибов в целях прогноза и применения для борьбы с вредными насекомыми.

Другую группу грибов, также имеющих значение в подавлении массовых размножений вредных насекомых, составляют представители несовершенных грибов (*Fungi imperfecti*). Эти грибы вызывают так называемый мускардиноз насекомых. Из мускардинных грибов наибольшее значение имеют: возбудитель белой мускардины — *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill., гриб зеленой мускардины — *Metarrhizium anisopliae* (Metsch.) Sor. и другие. К этой же группе грибов относятся *Cephalosporium lecanii* Zimm., поражающий многих ложнощитовок, *Aspergillus flavus* Link, губительный для саранчи и вредной черепашки, *Aschersonia aleurodis* Web. — для белокрылки, и др.

Энтомопатогенные формы несовершенных грибов являются факультативными паразитами, свободноживущими в природе. Как все факультативные паразиты, эти грибы поражают преимущественно ослабленных насекомых. В связи с этим значительные эпизоотии, вызываемые мускардинными грибами в природе, происходят в тех случаях, когда популяция вредителя ослаблена недостатком корма или неблагоприятными погодными факторами. Имеются данные о массовых грибных заболеваниях вредной черепашки в Воронежской обл. в 1941 г. (Жуковский, 1946) и в 1955 г. (Евлахова, 1958; Суздальская, 1958).

В противоположность облигатным паразитам, мускардинные грибы мало специализированы и поражают широкий круг хозяев. Являясь паразитами насекомых, эти грибы способны также расти и развиваться на мертвом субстрате: сухих растительных остатках, мертвых насекомых,

питательных средах и пр. Некоторые виды разносятся устойчивыми к ним насекомыми (Суздальская, 1956).

Эти биологические особенности мускардинных грибов обеспечивают их широкое распространение и сохранение в природе и определяют возможности их практического использования в борьбе с вредными насекомыми.

Вопрос массовой культуры большинства несовершенных грибов не представляет особых трудностей. Для некоторых энтомопатогенных грибов, таких как аспергилл, нами разработан простой метод получения в лабораторных условиях больших количеств препарата без автоклавирования, на пропаренном сене, на малоценных зерновых отходах, а также непосредственно в лесу в кучах из опавших листьев.

При работе с грибами-возбудителями мускардины и цефалоспориумом лабораторией ВИЗРа были разработаны среды для твердых и жидких культур, подобраны стимуляторы и микроэлементы для ускорения роста и получения большого выхода мицелиальной пленки гриба *Beauveria bassiana*. По нашим данным (Евлахова и Велицкая, 1960), из числа испытывавшихся сред наибольший выход энтомопатогенного гриба без снижения его вирулентности обеспечила смесь кукурузного и пшеничного экстрактов (прибавка в весе биомассы по отношению к контролю составила 366%). Из стимуляторов, при прибавлении их в определенной концентрации к синтетической среде, лучший результат дали α-нафтилуксусная кислота, гербицид 2,4-Д и коллоидный спиртовой раствор ДДТ (прибавка в весе пленки была равна соответственно: 197, 99 и 72%).

Из микроэлементов для гриба боверии наибольшее значение имеет марганец, который в виде $KMnO_4$ и $MnSO_4$ в концентрации 0.02—0.1% дал прибавку в весе пленки в среднем на 45%. Эти данные могут быть использованы для разработки технологии заводского производства биопрепарата.

Все препараты из грибов боверии и метаризиум для опытных целей пока готовятся на автоклавированной среде — у нас в Советском Союзе преимущественно на твердых средах; в Китае разработан оригинальный способ приготовления боверии на измельченном картофеле с добавлением соломы, которая увеличивает поверхность и аэрацию среды; в Чехославакии биопрепарат белой мускардины получают на жидкой среде в танках.

Обзор литературных данных по практическому использованию энтомопатогенных форм несовершенных грибов показывает, что положительный результат возможен при наличии определенных условий. Такими условиями являются: понижение устойчивости насекомых к действию возбудителей, благоприятные условия — прежде всего повышенная влажность, умеренная t° и большая численность хозяина, необходимые для быстрого размножения и распространения паразита в популяции и, наконец, вирулентность возбудителя.

Имеется ряд примеров эффективного использования некоторых энтомопатогенных грибов в условиях ограниченного распространения или полного отсутствия грибных паразитов вновь завезенных вредителей в благоприятных условиях субтропических районов нашей страны. Положительные результаты были получены в опытах по использованию гриба цефалоспориума в борьбе с цитрусовыми ложнощитовками еще в довоенный период (Евлахова, 1941). Гриб применялся методом колонизации, т. е. путем внесения биопрепарата в определенный период года с расчетом на последующее распространение его.

Представляет большой интерес проведенный впервые в Советском Союзе — в Аджарии — опыт применения гриба ашерсонии, который можно охарактеризовать как метод акклиматизации грибного паразита в очаге размножения цитрусовой белокрылки. По сообщению Мейнс (Mains, 1959), несколько видов ашерсонии применяется в США.

В 1951—1952 гг. были получены очень хорошие результаты в опыте по созданию очага инфекции для соснового подкорового клопа в Воронежской обл. Гибель клопов была равна 82% при гибели в контроле 2%. Инфекция распространилась от очага на 100—150 м. (Смирнов, 1956). Положительный результат был получен в Китае (провинция Гирин) по применению гриба боверии (*Beauveria bassiana*) в борьбе с соевой плодожоркой Grapholitha glycinivorella Mats. (Hsu Chin-lung и др., 1959). В небольших деляночных опытах гибель гусениц и куколок плодожорки составила 70.1—100%; в полевых опытах пораженных грибом гусениц было 30—36%, а отрождение имаго было снижено на 49.8—69.8%.

В Чехословакии были получены успешные результаты от применения грибов в борьбе с колорадским жуком (Kral u. Neubauer, 1956), свекловичной молью и оранжерейными червецами (Neužilova, 1957). Шерфенберг (Schaerffenberg, 1959) сообщает о возможности использования *B. bassiana* для борьбы с личинками колорадского жука.

В Советском Союзе исследования по грибным возбудителям проводятся во Всесоюзном и Украинском институтах защиты растений (ВИЗР и УНИЗР). В основу работ, проводимых в УНИЗР под руководством Н. А. Теленги, положено предварительное физиологическое ослабление насекомых низкими дозами инсектицидов ГХЦГ и ДДТ. Было установлено, что процент насекомых с патологическими изменениями в гемолимфе при совместном применении биопрепаратов с ядохимикатами возрастает. Хорошие результаты были получены при сочетании биопрепарата белой мускардины с ядохимикатами в отношении колорадского жука, вишневого слизистого пилильщика и некоторых видов плодовых клещей (Теленга, 1958, 1959; Дядечко, 1959).

В ВИЗРе работы по грибным возбудителям в последние годы проводятся в направлении использования энтомопатогенных грибов в целях создания очагов инфекции в местах зимовки вредной черепашки и отбора форм грибов с повышенной вирулентностью.

В опытах по испытанию в борьбе с вредной черепашкой биопрепаратов из грибов боверии и аспергилла был получен положительный эффект только при нарушении нормальных условий зимовки вредителя путем окучивания лесной подстилки. Гибель клопов составила в среднем 70—89% при гибели в контроле 43%. Следует добавить, что период зимовки 1955 г. в Воронежской обл., где проводились эти опыты, отличался исключительно высокой температурой, неблагоприятной для вредной черепашки (Евлахова, 1958).

При применении боверии в сочетании с ДДТ не наблюдалось физиологического ослабления черепашки за счет сублетальных доз яда и дополнительного эффекта получить не удалось.

Хороший результат был получен от сочетания биопрепарата гриба боверии с вофатоксом, которые вносились в подстилку леса в местах зимовки вредной черепашки. Гибель в варианте сочетания биопрепарата с вофатоксом при норме расхода 5 кг/га составила 65%, при внесении одного боверина 35%, а одного вофатокса 53% (Шехурина, 1960). При этом выяснилось, что вофатокс, примененный в низких дозах, стимулирует естественное заболевание мускардинозом вредной черепашки.

Одним из вопросов, определяющих эффективность использования энтомопатогенных грибов, является подбор вирулентных штаммов.

У гриба боверии, так же как и у возбудителя зеленой мускардины — гриба *Metarrhizium anisopliae* (Metsch.) Sor., нет видовой специализации; более того, штаммы, выделенные из представителей одного отряда, могут быть более вирулентны для насекомых из другого отряда. Бельфур

(Balfour-Browne, 1960) в обзоре по зеленой мускардине приводит для гриба *M. anisopliae* более 50 видов насекомых-хозяев из 6 отрядов. Выделенный нами штамм гриба боверии из древесницы въедливой (штамм «Д») оказался для вредной черепашки значительно вирулентнее всех выделенных из нее штаммов того же вида. Это указывает на необходимость подбора вирулентных штаммов в каждом отдельном случае.

Вирулентность грибов, как и других патогенных микроорганизмов, является изменчивым признаком: она может понижаться при продолжительном культивировании грибов на питательных средах. По данным Штейнхауза (Steinhaus, 1960), гриб *B. bassiana* в оптимальных условиях температуры и влажности сохраняет вирулентность в искусственных условиях около 3 лет.

Вирулентность грибов может быть повышена различными путями. Одним из путей повышения ее является пассаж через насекомых. Из опыта использования пассажа для повышения вирулентности грибов мы заключаем, что пассаж приводит к восстановлению способности спорообразования и некоторых культуральных свойств, таких, как окраска и характер колоний и др. Что касается вирулентности, то существенных сдвигов в опытах по использованию пассажа с грибом аспергиллом мы не получили.

Представляет интерес, в целях повышения вирулентности, метод направленного воспитания микроорганизмов. Нами были проведены опыты по воспитанию гриба боверии в синтетической среде с постепенным увеличением процентного содержания хитина вредной черепашки в качестве источника азота. Вирулентность гриба в 9-й генерации, полученной на среде с 3% хитина, была более чем вдвое выше в сравнении с штаммом того же гриба, выращенным в среде с пептоном. Вирулентность штамма испытывалась на вредной черепашке, на личинках 5-го возраста. Рост гриба в среде с 3% хитина был не хуже, чем в контроле с минеральным источником азота (NH_4NO_3).

Наиболее перспективные результаты были получены нами при отборе новых штаммов гриба боверии после воздействия на него некоторыми химическими и физическими факторами. При воздействии угнетающими концентрациями ДДТ и ГХЦГ и некоторых производных нефти в жидкой среде на гриб боверию получен ряд вариантов с повышенной вирулентностью в отношении вредной черепашки и яблонной плодожорки. Наиболее действенными оказались 30%-й дуст ДДТ и γ-изомер ГХЦГ.

Под влиянием физических факторов воздействия, в частности, гамма- и X-лучей также получены новые штаммы с вирулентностью, почти вдвое превышающей таковую у исходного штамма, не подвергавшегося воздействиям (Евлахова, 1959).

Наряду с экспериментальным получением форм с повышенной вирулентностью большое значение имеет постоянный отбор новых активных возбудителей из природы. Необходимо расширить число объектов, над которыми ведутся наблюдения в природе, с целью получения новых вирулентных видов грибов и разработки мер борьбы с вредителями. В частности, представляют интерес такие хозяйственноважные объекты, как калифорнийская щитовка, являющаяся до последнего времени совершенно неизученной в отношении заболеваний. Имеются данные, позволяющие считать, что несколько видов грибов поражают в естественных условиях калифорнийскую щитовку в Советском Союзе и за рубежом.

Краткий обзор исследований по грибным возбудителям, проводимым в нашей стране и за рубежом, указывает на перспективность дальнейших работ в этом направлении.

Очередными задачами исследований являются:

1. Организация эпизоотологических исследований ряда хозяйственноважных вредителей, таких, как калифорнийская щитовка, яблонная плодожорка, плодовые тли и другие.

2. Изучение и практическое использование группы энтомофторовых грибов в целях прогноза эпизоотий и борьбы с вредными насекомыми (медяницы, тли, капустная совка и др.).
3. Дальнейшее развитие исследований по получению вирулентных форм энтомопатогенных грибов путем направленного воспитания и селекции.
4. Завоз энтомопатогенных грибов из зарубежных стран.
5. Исследование механизма совместного действия биопрепаратов с инсектицидами.
6. Организация заводского производства грибных биопрепаратов.

ЛИТЕРАТУРА

Вейзер Я. (1959). Патология насекомых, ее настоящее и будущее. Энтомол. обозр., 38 : 290—300. — Дядечко Н. Н. (1959). Опыт применения биопрепарата гриба боверии в борьбе с яблонной плодожоркой и бурым плодовым клещом. Биологический метод борьбы с вредителями растений. Киев : 35—41. — Евлахова А. А. (1941). Результаты испытания гриба цефалоспориум в борьбе с червецами на цитрусовых плантациях в 1939 г. Вестн. защиты раст., 1 : 64—68. — Евлахова А. А. (1958). Вопросы разработки микробиологического метода борьбы с вредной черепашкой в местах зимовки. Тр. ВИЗР, 9 : 323—340. — Евлахова А. А. (1959). Влияние некоторых химических и физических воздействий на рост и вирулентность энтомопатогенных грибов. Биологический метод борьбы с вредителями растений. Киев : 42—52. — Евлахова А. А. и И. С. Велицкая. (1960). Результаты экспериментальных исследований по стимуляции роста энтомопатогенного гриба — возбудителя мускардины. Матер. совещ. по микробиолог. борьбе с вредителями сельск. и лесн. хоз., микробиол. и патолог. насекомых : 18—19. — Еремеева А. М. (1925). *Entomophthora sphaerosperma* Fres. на гусеницах капустницы и на яблонной медянице. Болезни растений, 2—3 : 100—103. — Жуковский А. В. (1946). Факторы, обусловившие снижение численности вредной черепашки в 1941 г. в Воронежской обл. Тр. Воронежск. ст. защ. раст., 13 : 3—28. — Зимин Л. С. (1937). Нестадные саранчовые и прус. В кн. «Обзор развития вредителей и болезней с.-х. культур за 1936 г.». — Инструкция по приготовлению препарата белойм ускардины. (1958). (На китайском языке). — Кириченко А. Н. (1926). Изучение экологии и биологии Calliptamus italicus L. на Украине. Одесская с.-х. станция. — Предтеченский С. А. (1928). Саранча Locusta migratoria L. средней России. Изд. отд. прикл. энтомол. ГИОА, 3 (2) : 114—197. — Предтеченский С. А. (1940). Изучение условий массового размножения в гнездилищах саранчевых и усовершенствование мероприятий по борьбе с ними. Итоги н.-и. работ ВИЗР за 1939 г. — Смирнов Б. А. (1956). Опыт применения белой мускардины в борьбе с сосновым подкоровым клопом. Инфекционные и протозойные болезни полезных и вредных насекомых : 427—437. — Суздальская М. В. (1956). О связи личинок златоглазки Chrysopa ventralis Curt. ssp. prasina Burm. с грибами белой мускардины. Зоолог. журн., 35, 10 : 1585—1586. — Суздальская М. В. (1958). Белая мускардина вредной черепашки. Тр. ВИЗР, 9 : 341—361. — Теленга Н. А. (1958). Синергизм в действии энтомопатогенных микроорганизмов на насекомых под влиянием инсектицидов. Докл. Укр. акад. с.-х. наук, 3. — Теленга Н. А. (1959). Новые актуальные проблемы биологического метода борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур и лесных насаждений. Биологический метод борьбы с вредителями растений. Киев : 147—158. — Шехурина Т. А. (1960). Опыт использования энтомопатогенных микроорганизмов для создания очагов инфекции в местах зимовки вредной черепашки. Тр. ВИЗР, 14 : 57—70. — Яхонтов В. В. (1953). Благоприятный прогноз по зараженности люцерновых полей фитономусом на 1953 год в Северном Узбекистане. ДАН УзССР, 4 : 48—50. — Balfour-Browne F. (1960). The green muscardine disease of insects with special referance to an epidemic in a swarm of locusts in Eritrea. Proc. Rog. Ent. Soc. of Lond., 35, 4—6 : 65—74. — Drachowska M., J. Dlabola, V. Kosmid. (1957). Vyskyt housenek mury gama-Plusia (Phytometra gamma L. v letech 1953—1956 a predbezny navih jejich prognosy. Listy cokrov., 73, 9 : 193—198. — Hall J. M. (1959). Microbial control of insects. Agricult. chemic. Baltimor, 14, 1 : 45. — Hall J. M. a. P. H. Dunn. (1958). Artificial dissemination of Entomophthorous fungi pathogenic to the Spotted algalfa aphid in California. J. econ. ent., 51 (3) : 341—345. — Hsu Chin-fung, Feng Chen, Ma Shou-lin. (1959). A preliminary study on the utilization of the fungus, *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. to control the soy-bean pod borer (Grapholitha glycinivorella Mats.). Acta entomologica

Sinica, 9, 3 : 203—216. — K r a l J. u. S. N e u b a u e r. (1956). Pouziti entomo-
fytnich hub rodu *Beauveria* proti mandelince bromborove. 11. Zool. a. entom. listy, V,
2 : 178—186. — M a i n s E. B. (1959). North American species of *Aschersonia* parasits.
on Aleyrodidae. J. insect pathology, 1, 1 : 43—47. — M ü l l e r - K ö g l e r E. (1941).
Beobachtungen über das Verpilzen von Forleulenraupen durch *Empusa aulicae* Reich.
Zeit. Pflanz. und Pflanzensch., 51, 3 : 124—134. — M ü l l e r - K ö g l e r E. (1959).
Zur Isolierung und Kultur Jnsektenpathogener Entomophthoraceen. Entomophaga, 4,
3 : 261—274. — N e u ž i l o v a A. (1957). Применение некоторых видов энтомопато-
генных грибков в борьбе с червецами в оранжереях. Universitas Carolina.Biologica,
3, 1 : 7—29. — S a w y e r W. (1929). Observation on some entomogenous members
of the *Entomophthoraceae* in artificial culture. Amer. J. Bot.,16, 2 : 87—121. — S c h a e r-
f f e n b e r g B. (1959). *Beauveria bassiana* (Vuill.) Link als Parasit des Kartoffel-
käfers (Leptinotarsa decemlineata Say.). 11. Infektionsversuche im Freiland an L_2 und L_3-
Larven. Anz. Schädlingsk., 32, 6 : 87—90. — S t e i n h a u s E. A. (1960). The du-
ration of viability and infectivity of certain insect pathogen. J. ins. path., 2, 3 : 225—
230. — W o l f F. (1951). The cultivation of two species of *Entomophthora* on synthetic
media. Bull. Torrey Bot. Club., 78 : 211—220. — W o l f M. u. A. K r a u s e. (1925).
Die Krankheiten der Forleule und ihre prognostische Bedeutung für die Praxis.

Всесоюзный институт
защиты растений,
Ленинград.

ТОМ 46 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1961, № 12

Л. С. Зиновьев, И. Н. Коновалов, И. И. Черняева

ВЛИЯНИЕ ГИББЕРЕЛЛОВОЙ КИСЛОТЫ НА ПРЕРЫВАНИЕ ПОКОЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

(Получено 28 VI 1961)

Всестороннее изучение ростовых веществ имеет своей целью в конечном итоге управление скоростью роста и развития растений. В частности, перед исследователями стоит задача добиться возможности искуственного прерывания состояния покоя, установившегося у многих растений в процессе филогенеза и онтогенеза. С открытием целой группы новых, очень интересных по своему физиологическому действию ростовых веществ — гиббереллинов — появилась возможность искусственно прерывать покой семян, клубней, почек, корневищ и подземных побегов многих растений.

Во многих предпринятых исследованиях вымачивание семян в растворах гиббереллина приводило к повышению их всхожести; это установлено для яблони, пшеницы, овса и ячменя Ренаром (Renard, 1960); для семян каланхое, хранившихся до 4 лет, Бюнзовым и Зейфертом (Bünsow u. Seiferth, 1959), для семян трех сортов ячменя, находившихся в различной степени созревания, это отмечено Володиным (1960); у только что собранных семян трех видов сорго и у старых потерявших всхожесть семян хлопчатника и мускусной дыни повышение всхожести семян наблюдалось Уитвером и Буковаком (Wittwer a. Bukovac, 1958).

Блэк и Нейлор (Black a. Naylor, 1959) показали, что в результате обработки растений овсюга в фазе молочной спелости водными растворами гиббереллина в концентрации от 0.001 до 0.1% образуются семена, отличающиеся полной всхожестью в случае освобождения их от покровных тканей, зерновки же, оставленные при этом в покровных тканях, давали не более 50% прорастания. В обоих случаях более эффективными оказались повышенные концентрации гиббереллина. Следует особо отметить, что изолированные зародыши в этих опытах прорастали или при длительном вымывании из них ингибитора прорастания, или при добавлении гиббереллина, или же в атмосфере, обогащенной кислородом. Это обстоятельство говорит, по-видимому, о воздействии гиббереллина непосредственно на зародыш.

Чрезвычайно интересен также факт, указывающий на возможность прерывания покоя семян озимого ячменя, отличающихся очень длинным периодом покоя, только при помощи высоких концентраций гиббереллина (до 0.2%), тогда как для снятия покоя семян ярового ячменя достаточны были слабые концентарции (0.0001%) (Fischnich и др., 1957).

В осеннее время для прерывания покоя семян оказываются необходимыми более высокие концентрации гиббереллина (0.1—0.5%), нежели весной (0.01%) (Kallio a. Piiroinen, 1959).

Вполне возможно, что полная неэффективность невысоких концентраций индолил-3-уксусной кислоты, гибберелловой кислоты (ГК) и 2.4-дихлорфенола на всхожесть семян двух видов пырея в опытах Бейкера

(Baker, 1958) объясняется именно недостаточно высокой концентрацией этих веществ.

Можно обеспечить более раннее и более однородное прорастание покоя-щихся и непокоящихся клубней картофеля путем воздействия на них слабыми концентрациями гиббереллина. Кроме того, обработкой клубней картофеля вызывается рост не только верхушечных, но и боковых почек.

Выяснена возможность предохранения клубней картофеля от вхожде-ния их в покой при помощи заблаговременного опрыскивания гибберел-лином родительских растений (Rappaport и др., 1957; Lippert и др., 1958; Wittwer a. Bukovac, 1958).

Явление прекращения покоя почек корневищ у спаржи при воздей-ствии гиббереллином наблюдалось в исследованиях Унтвера и Буковака и с ветреницей в работах Гундерсена (Gundersen, 1959). Однако концен-трациями до 0.01% не удалось вызвать прекращение покоя почек у корне-вищ *Pleione limprichtii* и у псевдолуковиц *Begonia josephi* (Gundersen, 1959).

Добавление к раствору гиббереллина некоторых веществ еще более усиливает эффективность этого ростового вещества. Так, гиббереллин при добавлении нитратов, примененный к светочувствительным семенам та-бака, проращиваемым в темноте, давал в несколько раз больший процент прорастания (Hashimoto, 1958). Соответственная прибавка производных пурина к семенам салата-латука и *Paspalum compressum* оказывала анало-гичное действие (Skinner и др., 1958).

Для прерывания глубокого покоя некоторых органов многих видов растений необходимы определенные световые и температурные условия. Эти условия, оказывается, возможно заменить полностью или частично воздействием гиббереллина. Так, Роллен (Rollin, 1958) сообщает о возмож-ности полной замены условий пониженной температуры, необходимых для прорастания семян *Phacelia tanacetifolia*, воздействием гиббереллина.

Обработка гиббереллином нестратифицированных семян древесных и кустарниковых пород (Литвиненко, 1959; Некрасова, 1960) и частично стратифицированных (Donaho a. Walker, 1957) значительно повышает процент проросших семян.

Ряд авторов (Kahn и др., 1957; Kribben, 1957; Kahn, 1960) сообщают о частичной или полной замене потребности в свете у прорастающих семян салата-латука и у семян *Arabidopsis*.

При высоких температурах проращивания семян *Paeonia suffruticosa* образуются только корни. Добавление гиббереллина или длительное выдерживание их при пониженной температуре вызывают нормальное образование побегов (Barton a. Chandler, 1957).

Воздействие гиббереллином на почки древесных растений также позволяет устранить их требования к пониженной температуре и опреде-ленному составу света (Lona a. Borghi, 1957; Brian, 1959).

Опыты Брайена и других (Brian и др., 1959) доказывают возмож-ность использования при определенном физиологическом состоянии растений гиббереллина в качестве ингибитора, а не стимулятора роста. Осенняя еженедельная обработка (с середины августа до конца ноября) листопадных пород вызывала в их опытах удлинение глубокого покоя следующей весной.

Упомянутые работы позволяют судить о том, что гиббереллин является веществом, с помощью которого в практических целях будет возможно вызывать прерывание покоя разных органов растений. Однако при воз-действии растворами гиббереллина необходимо учитывать следующие два условия: необходимо быть уверенным в проникновении гиббереллина через покровы покоящегося органа и концентрация гиббереллина должна быть достаточна, чтобы преодолеть тормозящее действие ингибиторов.

Вероятно, некоторые отрицательные результаты экспериментов по влия-нию гиббереллина на прерывание различных видов покоя в опытах неко-торых авторов объясняются недостаточным соблюдением этих условий.

Л. И. Сергеев (1959) предлагает различать в годичном цикле древес-ных растений 4 последовательные периода роста и покоя: 1) период роста — с начала весны до июня-июля; 2) период «скрытого роста» — вызревание древесины и накопление запасных питательных веществ; 3) период «глу-бокого покоя» — накопление ингибиторов, резко снижающих физиоло-гические процессы в тканях, и 4) период «вынужденного покоя» — на-копление олигосахаридов.

Целью настоящей работы являлось изучение возможности прерывания покоя у древесных растений, находящихся в состоянии «скрытого роста» и «глубокого покоя», при помощи гиббереллиновой кислоты. Работа состояла из двух серий опытов.

Первая серия была поставлена для выяснения возможности искусствен-ного прерывания покоя у древесных растений, закончивших весенне-летний рост. Обработка восьмидесяти растений липы мелколистной 4-летнего возраста и десяти растений грецкого ореха 10-летнего возраста 0.03%-м водным раствором гибберелловой кислоты (ГК) начата была соот-ветственно 2 и 17 июля 1959 г.

С помощью второй серии опытов было намечено установить возмож-ность прерывания глубокого покоя. Для выполнения этой части работы из Выборгского питомника г. Ленинграда 12 ноября 1959 г. было взято 38 однолетних растений клена остролистного и ясеня обыкновенного. До высадки в оранжерее они находились в ящиках с влажным песком в по-мещении с температурой 0—3° С. 28 января 1960 г. все растения были выса-жены в цветочные горшки, а 11 февраля начата обработка их водными растворами ГК следующих пяти концентраций: 0.1, 0.05, 0.01, 0.005, 0.001%.

Гибберелловая кислота наносилась на верхушечные и пазушные почки капельным способом. Продолжительность обработки растений липы со-ставляла 20 дней и грецкого ореха 15 дней (ежедневная обработка) и для растений клена и ясеня 30 дней (обработка через день).

Работа выполнена в оранжереях и парке Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде.

Как уже упоминалось выше, воздействие раствором ГК на почки растений липы и грецкого ореха было начато уже после того, как они сформировались и весенне-летний рост растений был завершен. В это время растения вошли в период скрытого роста. Через 3—4 дня после начала обработки растений гибберелловой кислотой появились первые признаки быстрого роста самых верхних пазушных почек. Через 5 дней тронув-шихся в рост растений было уже 22 из 40, а через 8 дней бурный рост по-бегов зафиксирован у 34 растений. Ко 2 августа, т. е. через месяц после первой обработки, все 40 экземпляров липы были растущими, высота растений, обработанных гиббереллином, превышала вдвое высоту растений контроля. У грецкого ореха картина воздействия гиббереллина на почки оказалась очень сходной с воздействием его на растения липы. Заметный рост почек был обнаружен через 10—11 суток после начала обработки, а уже через 14 дней тронулись в рост все 30 обработанных побегов 10 растений.

Таким образом, гиббереллин оказывается сильным средством превра-щения внутрипочечного роста в энергичный видимый рост у растений липы и грецкого ореха.

Однако не каждая почка способна тронуться в рост после воздействия на растение гиббереллином. У грецкого ореха начали расти только вер-хушечные почки, все пазушные почки остались в покоящемся состоянии,

независимо от того, были они обработаны или нет. У липы реакцией роста на гиббереллин обладали в основном верхние пазушные почки, но в ряде случаев трогались в рост обработанные и необработанные нижележащие пазушные почки. Это, по-видимому, свидетельствует, во-первых, о свободном передвижении гиббереллина в тканях растений, во-вторых, о том, что эффект воздействия гиббереллина зависит от физиологического состояния тканей. Последнее подтверждается еще и следующим наблюдением. У липы гиббереллин вызывал рост только тех почек, которые развивались на побегах размером не менее 6 см и имели не менее 5 листьев. Почки побегов, имеющих длину 1—3 см (2—3 листа), совсем не трогались в рост, а при длине побегов 3.5—5.5 см (2—4 листа) встречались и тронувшиеся и нетронувшиеся в рост почки. Отсюда следует, что длина побега, а скорей всего площадь образовавшихся на нем листьев влияет на способность покоящихся почек к росту. Сообщенные факты, как нам кажется, могут служить косвенным доказательством зависимости роста почек от притока к ним продуктов фотосинтеза от листьев.

Ежегодное отмирание точки роста у растений с симподиальным типом ветвления может служить наглядным примером недостаточного снабжения питательными веществами верхушечной почки и «перераспределения» их в пользу пазушных почек. Механизм распределения питательных веществ между почками неясен. Однако одним из возможных путей, как указывают в своей работе Грегори и Вил (Gregory a. Veale, 1957), может быть торможение гетероауксином дифференциации сосудистых тканей, связывающих пазушные почки с главным стеблем. Такой характер развития сосудистой системы затрудняет доступ питательных веществ к менее важным частям растений. Наблюдения показывают, что реакция на гиббереллин более слабых по внешнему виду растений обычно выражена слабее. Растущие побеги оказываются сравнительно слабыми. Это делает возможным еще большее усиление вызванного ГК роста при дополнительном внесении в почву удобрений.

Вторая серия опытов показала, что гиббереллин дает возможность прерывать глубокий покой. Любая из испытанных концентраций ГК одинаково успешно прерывает покой у растений клена и ясеня (см. таблицу). Однако наивысшая концентрация 0.1%, успешно прерывая покой почек, впоследствии (в течение всего периода обработки) ингибировала рост побегов. Только после прекращения обработки растений гиббереллином, т. е. после уменьшения его содержания в растениях, был отмечен быстрый рост побегов. По всей вероятности, для выведения почек древесных растений из периода покоя пригодны и еще более высокие концентрации, но при этом следует учитывать, что уже концентрация 0.1% ингибирует дальнейший рост побегов.

Растения клена и ясеня, обработанные растворами гиббереллина разных концентраций, заметно различаются по длине побегов. Так, при воздействии растворами гибберелловой кислоты в концентрациях 0.001, 0.005, 0.01, 0.05 и 0.1% к 6 IV длина побегов достигала соответственно 2—3, 4—7, 10—21, 8—20 и 4—13 см. Для роста побегов обоих объектов после прерывания покоя почек наиболее оптимальными концентрациями оказались 0.005—0.05%.

Таким образом, возможные дозировки гиббереллина лежат в еще более широких пределах, чем было это рекомендовано английской компанией (Gibberellic Acid. Plant protection LTD, Fernhurst Research Station, Surrey, England). Как известно, эта компания рекомендует концентрации 0.0001—0.01%.

У клена саженцы более быстро реагировали на воздействие гиббереллином, чем саженцы ясеня. Так, рост почек у клена был обнаружен через 14 дней после первой обработки, а у ясеня через 19. Кроме того, из 16 опытных растений клена к 6 IV тронулось в рост 14, а из такого же количества ясеней выведено из состояния покоя 11 растений. В то же время, все контрольные растения этих двух объектов исследования даже летом продолжали оставаться в покоящемся состоянии (см. таблицу). Можно считать, что гиббереллин способен прерывать покой всех здоровых растений по крайней мере у изученных древесных пород.

Влияние различных концентраций ГК на прерывание глубокого покоя у растений клена и ясеня

Концентрация ГК (в %)	Число растений в варианте	Число тронувшихся в рост растений								Процент растущих растений на 6 IV 1960
		1/III	4/III	7/III	11/III	15/III	21/III	28/III	6/IV	
Клен										
0.1	4	2	3	3	3	4	4	4	4	—
0.05	3	1	2	2	2	2	2	2	2	—
0.01	3	1	1	1	1	2	2	2	2	—
0.005	3	0	1	2	2	2	2	3	3	—
0.001	3	1	1	3	3	3	3	3	3	—
Контроль	3	0	0	0	0	0	0	0	0	—
Ясень										
0.1	3	0	0	0	2	2	2	2	2	—
0.05	3	1	1	1	1	1	2	2	2	—
0.01	4	1	1	2	3	3	3	3	3	—
0.005	3	0	1	1	1	1	1	1	2	—
0.001	3	0	0	0	0	1	1	1	2	—
Контроль	3	0	0	0	0	0	0	0	0	—
Всего растений: Опыт — Клен	16	5	8	11	11	12	13	14	14	88
Всего растений: Опыт — Ясень	16	2	3	4	7	8	9	9	11	69
Всего растений: Контроль — Клен	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Всего растений: Контроль — Ясень	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Выводы

1. Под влиянием гиббереллина скрытый рост почек превращается в видимый внепочечный рост (липа, грецкий орех).
2. С помощью гиббереллина можно вызвать переход растений из состояния глубокого покоя в состояние активного роста.
3. Возможность прерывания покоя верхушечных или пазушных почек зависит от вида растения и физиологического состояния самих почек.
4. Скорость реакции на обработку гиббереллином зависит от видовых особенностей растений и концентрации ростового вещества.
5. Выход растений из состояния глубокого покоя может быть обеспечен концентрациями гибберелловой кислоты в более широких пределах, чем концентрации, необходимые для дальнейшего роста.

ЛИТЕРАТУРА

Володин В. И. (1960). Действие гиббереллина на прорастание семян некоторых сельскохозяйственных растений. Бот. журн., 12. — Литвиненко С. Н. (1959). Украинский гиббереллин — эффективный ростовой стимулятор. ДАН СССР, 126, 6. — Некрасова Т. В. (1960). Влияние гибберелловой кислоты на про-

растание семян и рост сеянцев плодовых культур. Физиолог. раст., 7, 1. — Сергеев Л. И. (1959). Морфофизиологическая периодичность в годичном цикле древесных растений. Тез. докл., 1, МГУ. — Baker J. N. (1958). Effect of gibberellic acid, 2, 4-D and indole acetic acid on seed germination and epicotyl pubescent wheatgrass. Journ. Range Manag., 11, 5. — Barton L. V. a. C. Chandler. (1957). Physiological and morphological effects of gibberellic acid on epicotyl dormancy of tree peony. Contrib. Boyce Thompson Inst., 19, 2. — Black M. a. J. M. Naylor. (1959). Prevention of the onset of seed dormancy by gibberellic acid. Nature (Engl.), 184, 4684, suppl. 7. — Brian P. W. (1959). Effects of gibberellins on plant growth and development. Biological Reviews, 34, 1. — Brian P. W., J. H. P. Petty a. P. T. Richmond. (1959). Extended dormancy of deciduous woody plants treated in autumn with gibberellic acid. Nature, 184, 4679. — Bünsow R. u. C. Seiferth. (1959). Förderung der Samenkeimung durch Gibberellin in Abnängigkeit vom Reifezustand. Naturwissenschaften, 46, 4. — Donaho C. W., Jr. D. R. Walker. (1957). Effect of gibberellic acid on breaking of rest period in Elberta peach. Science, 126, 3284. — Fischnich O., M. Thielebein, A. Grahl. (1957). Brechung der keimruhe bei Gerste durch Gibberellinsäure und Rindite. Naturwissenschaften, 44, 24. — Gregory F. G. a. J. A. Veale. (1957). A reassessment of the problem of apical dominance. Symposia Soc. Exptl. Biol., 11. — Gundersen K. (1959). Some experiments with gibberellic acid. Acta horti gotoburgensis, 22, 4. — Hashimoto T. (1958). Increase in percentage of gibberellin-induced dark germination of tobacco seeds by N-compounds. Bot. Mag. Tokyo, 71 : 845—846. — Kahn A. (1960). Promotion of lettuce seed germination by gibberellin. Plant Physiolog., 35, 3. — Kahn A., J. A. Goss a. D. E. Smith. (1957). Effect of gibberellin on germination of lettuce seed. Science, 125, 3249. — Kallio P. a. P. Piiroinen. (1959). Effect of gihberellin on the termination of dormancy in some seeds. Nature (Engl.), 183, 4678. — Kribben F. J. (1957). Gibberellinsäure und Blattwachstum. Die Naturwiss., 44, 15. — Lippert L. F., L. Rappaport, H. Timm. (1958). Systemic inductuion of sprouting in white potatoes by foliar applications of gibberellin. Plant Physiolog., 33, 2. — Lona F. a. R. Borghi. (1957). Germogliazione di gemme di *Fagus sylvatica* L. in periodo di quiecenza invernale, a fotoperiodo breve, per azione dell'asido gibberellico. Ateneo parmense, 28, 1. — Rappaport L., L. F. Lippert a. H. Timm. (1957). Sprouting, plant growth and tuber production as affected by chemical treatment of white potato seed pieces. I. Breaking dormancy with gibberellic acid. Amer. Potato Journ., 34 : 254. — Renard H. A. (1960). Contribution a l'étude de l'influence de la gibberelline sur la dormance de certaines graines. Ann. Inst. nat. rech. agron., A-bis 2, 2. — Rollin P. (1958). Action qualitative de la lumière sur la germination des graines de *Phacelia tanacetifolia*. C. r. Acad. Sci., 247, 18. — Skinner Ch. G., F. D. Talbert, W. Shive. (1958). Effect of 6-(substituted) purines and gibberellin on the rate of seed germination. Plant. Physiolog., 33, 3. — Wittwer S. H. a. M. J. Bukovac. (1958). The effects of gibberellin on economic crops. Econ. Bot., 12, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР и
Всесоюзный институт
сельскохозяйственной
микробиологии ВАСХНИЛ,
Ленинград.

ТОМ 46 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1961, № 12

Г. С. Воскресенская и В. И. Шпота

КОРНЕВЫЕ ОПУХОЛИ ГОРЧИЧНО-РАПСОВЫХ ГИБРИДОВ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИХ В СЕЛЕКЦИИ

С 3 рисунками

(Получено 2 VI 1958)

При изучении межвидовых гибридов, полученных от скрещивания горчицы сарептской с яровым и озимым рапсом, мы обратили внимание на опухолеобразные утолщения и наросты на корнях большинства гибридных растений. Эти опухоли обнаружены во всех изученных нами поколениях (I—IV) горчично-рапсовых гибридов.

Впервые явление образования опухолей было отмечено Лунд и Черскоу (Lund og Kjäerskou, 1885), а затем Вильсон (Wilson, 1911) и Каянус (Kajanus, 1917) у отдаленных гибридов, полученных от скрещивания брюквы с репой (*Brassica napus* L. × *B. rapa* L.)

Гибридные растения имели наплывы и наросты, часто покрывавшие все разветвления корня и иногда вытягивавшиеся в листоносные побеги, выходящие на поверхность почвы.

Позже корневые опухоли описывались Г. Д. Карпеченко (1924) на межродовых редечно-капустных гибридах первого поколения (*Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L.). Эти новообразования, по данным Карпеченко, экзогенного происхождения и состоят из здоровой, богатой крахмальными зернами паренхимы, пронизанной сосудисто-волокнистыми пучками. Они встречаются на корнях как цветущих, так и не цветущих, как мощных, так и угнетенных растений.

Е. Н. Синская (1928) наблюдала очень сильное развитие клубневидных образований на корнях растений первого поколения при скрещивании брюквы с китайской капустой 'Pe-tsei' (*Brassica napus rapifera* × *B. pekinensis*), а также при скрещивании брюквы с сарептской горчицей (*Brassica napus rapifera* × *B. juncea*). Синская предполагает, что развитие клубеньков находится в связи только со скрещиванием, так как наблюдается исключительно у межвидовых и межродовых гибридов. Деятельность микроорганизмов не играет здесь, по мнению Синской, никакой роли.

Опухоли на стеблях гибридов, полученных от скрещивания *Nicotiana langsdorffii* с другими видами *Nicotiana*, наблюдал Д. Костов (Kostoff, 1933). Этиологически эти опухоли не были связаны ни с бактериями, ни с вирусами и имели явно генетический характер. Кер (Kehr, 1951) объясняет причину появления опухолей у этих гибридов тем, что *N. langsdorffii* образует вещества типа ауксина, отличающиеся меньшей эффективностью, чем у других видов *Nicotiana*. При участии в скрещивании такого вида нарушается генетически контролируемый фитогормональный метаболизм нового гибридного организма, что приводит к неожиданным появлениям меристематических очагов и к образованию недифференцированных растительных тканей. Д. Костов (1934) наблюдал при этом нарушения митоза и образование полиплоидных клеток.

Изар (Izard, 1953), изучавший опухоли межвидовых гибридов табаков, наблюдал, что они проявляются не только на стерильных растениях F_1, но и на плодовитых полиплоидных формах. При этом образование амфидиплоидов он ставит в связь с явлениями опухолеобразования. Аргументируя непаразитарный характер неопластических образований, этот автор приводит данные, согласно которым способность образовывать опухоли не передается друг другу компонентами прививок.

Изучая гистогенез опухолей, Изар различает два вида неоплазии: прямой, происходящий путем морфологического отклонения от нормальных меристем, и косвенный, происходящий путем образования меристем вторичного ненормального происхождения (путем дифференциации разных тканей и возврата клеток в эмбриональное состояние). При изучении цитологических особенностей неоплазм автор наблюдал много ненормаль-

ностей митоза. Изар указывает на влияние ростовых веществ на образование опухолей и выдвигает гипотезу о наличии какого-то неизвестного специфического вещества, образующего опухоли и действующего под влиянием каких-то генетических отношений в гибридном организме.

Представляет интерес также работа Л. А. Слудской (1953) по изучению опухолей F_1 гибридов алыча × абрикос, полученных К. Ф. Костиной и Н. В. Ковалевым. У этих гибридов наросты начинают обнаруживаться на второй-третий год жизни на ветвях и стебле саженцев. Прививка глазками от растений с опухолями на подвой — алычу, сливу, персик — нормально развивается, но на привое уже на второй год образуются опухоли. По данным Слудской, образование опухолей является следствием ненормальной работы камбия, образующего преимущественно паренхиму и почти не образующего сосуды. Ряды клеток паренхимы и либриформа закручиваются концентрическими кругами и быстро древеснеют. Клетки внутри опухолей как бы теряют полярность, их ориентация становится беспорядочной. Автор отмечает, что характерной особенностью паренхимных клеток опухолей является обилие крахмальных зерен, вызываемое преобладанием процессов синтеза над гидролизом. Слудская предполагает, что родители выделяют какие-то несоответствующие друг другу специфические вещества, в результате чего нарушается метаболизм у гибридов. Вместо нормальных тканей возникают опухоли и уродливые разрастания.

Таким образом, образование генетических опухолей у гибридов, полученных при отдаленных скрещиваниях, является не очень редким явлением, наблюдается у различных систематических групп растений, имеет довольно сходный в морфологическом и анатомическом отношении характер и, по мнению большинства исследователей, является следствием нарушения у гибридов фитогормонального метаболизма.

Наблюдавшиеся нами опухоли на корнях горчично-рапсовых гибридов во многом сходны с генетическими опухолями, описанными другими авторами. На горчично-рапсовых гибридах опухоли образуются только на корнях растений в виде утолщений и наплывов, а также в виде различных по размеру клубнеобразных наростов основного корня и боковых корешков (рис. 1).

Особенно многочисленны клубеньки и утолщения на боковых корешках. Степень развития опухолей различна, рядом с мелкими бородавчатыми утолщениями, размером с булавочную головку, появляются массивные мясистые утолщения с диаметром, во много раз превышающим толщину корешка.

По данным анатомического анализа,[1] участки корней горчично-рапсовых гибридов, свободные от опухолеобразных разрастаний, имеют нормальное строение. В паренхиме вторичной коры и других паренхимных участков корня не обнаружено крахмальных зерен в клетках.

В зонах опухолей преобладают вторичные и третичные тканевые образования. Массивные утолщения составлены из паренхимных тканей, среди которых дифференцированы многочисленные сосудистые пучки и мощные гидроцитные узлы (рис. 2). Паренхимные разрастания корня окружены обычной перидермой, свойственной корню нормального строения. В некоторых случаях удалось наблюдать в зоне мощных гидроцитов образование придаточных корней, возникающих так же в перицикле. Последние проникают непосредственно к гидроцитному тяжу. У большинства просмотренных образцов ветвление корешков в зоне утолщений идет обычным путем.

Очаги разрастания корешков возникают в лубо-перициклозой части в виде меристематических инициалей. При этом такие меристематические инициали возникают независимо друг от друга и в чрезвычайно большом числе. Часто они бывают сближены и, как бы сливаясь, образуют массивные разрастания, имеющие вид опухолей. Паренхимные ткани опухолей состоят из клеток, обильно заполненных крахмальными зернами (рис. 3).

На основании анатомического анализа опухолей горчично-рапсовых гибридов можно предположить, что эти новообразования являются ре-

[1] Анатомический анализ опухолей и их зарисовка проведены старшим научным сотрудником отдела физиологии и анатомии растений ВНИИМЭМК, кандидатом биологических наук А. И. Ильиной, ныне покойной.

зультатом генетической несбалансированности гибридных растений, ведущей к образованию многочисленных меристематических очагов на корнях растений, необходимых для создания «хранилищ излишков» продуктов фотосинтеза — вторичного крахмала.

В наших исследованиях оценка степени развития опухолей проведена глазомерно, по 5-балльной шкале, на 3000 гибридных растений различных поколений и на 1000 родительских растений. Балл 1 давался растению, на корнях которого обнаруживались единичные мелкие клубеньки, балл 5 — растениям, корни которых сплошь были покрыты клубеньками, наплывами и утолщениями (рис. 1). Баллы 2, 3 и 4 определяли промежуточные степени развития опухолей.



Рис. 1. Общий вид опухоли на корнях горчично-рапсовых гибридов.

Опухоли на корнях горчично-рапсовых гибридов встречаются на растениях всех изученных нами поколений. Однако частота их встречаемости от первого к последующим поколениям уменьшается. Так, если первое поколение гибридов имело 70.1% растений с опухолями (табл. 1), то в четвертом поколении количество таких растений уменьшилось более чем в 2 раза и составило лишь 32.5%. Родительские растения (горчица и рапс) в те же самые годы опухолей не образуют.

Степень выраженности корневых опухолей по поколениям гибридов почти одинакова. Во всех поколениях встречались растения (отметка в конце вегетации) как с единичными мелкими клубеньками (баллы 1—2), так и с многочисленными мелкими и очень крупными (с диаметром 2—3 см) утолщениями (баллы 4—5).

ТАБЛИЦА 1

Частота появления опухолей на корнях горчично-рапсовых гибридов по поколениям
Опыт 1956—1957 гг.

Поколения гибридов	Число просмотренных растений	Число растений с опухолями	% растений с опухолями
Первое	251	176	70.1
Второе	667	350	52.5
Третье	234	117	50.0
Четвертое	341	111	32.5

ТАБЛИЦА 2

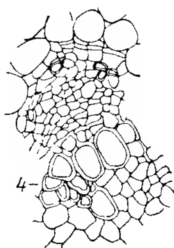
Частота появления опухолей на корнях F_1 и F_2 гибридов горчицы с яровым и озимым рапсом

Опыт 1957 г.

Комбинация скрещивания	Число просмотренных растений	Число растений с опухолями	% растений с опухолями
Горчица сарептская × рапс яровой	109/667	83/350	76/52
Горчица сарептская × рапс озимый	142/615	93/157	65/25

Примечание. В числителе — F_1, в знаменателе — F_2.

Анализ гибридных растений первого поколения, полученных в результате скрещивания горчицы с рапсом яровым и горчицы с рапсом озимым, выращенных при яровом сроке посева, указывает на некоторое различие между ними по частоте встречаемости корневых опухолей. Так, первое поколение гибридов горчицы с яровым рапсом (табл. 2) имеет растений с опухолями 76%, а первое поколение горчицы с озимым рапсом — 65%. Еще более резкое различие в частоте появления опухолей между озимыми и яровыми гибридами отмечено во втором поколении (табл. 2). Гибриды горчицы с озимым рапсом имели 25% растений с опухолями, что в два с лишним раза меньше, чем у гибридов горчицы с яровым рапсом (52%).



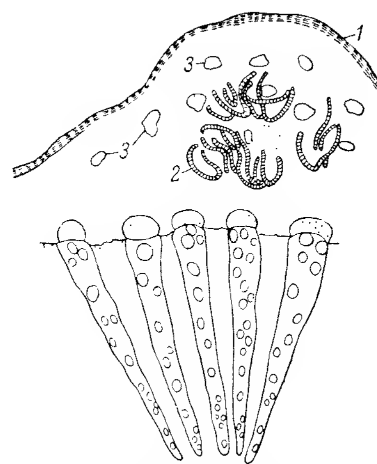


Рис. 2. Поперечный срез опухоли бокового корешка горчично-рапсового гибрида.

1 — утолщение в области вторичной коры; 2 — мощные гидроцитные узлы среди паренхимных утолщений вторичной коры; 3 — многочисленные сосудистые пучки.

Рис. 3. Участок опухоли в зоне гидроцитного узла.

1 — крупные паренхимные клетки, заполненные крахмальными зернами; 2 — нормальные паренхимные клетки; 3 — гидроциты; 4 — гидроцитные узлы в поперечном сечении.

Второе поколение горчично-рапсовых гибридов дает сложную картину расщепления. Согласно проведенной типизации этого поколения (гибриды от скрещивания горчицы с рапсом яровым), установлено 27% растений горчичного типа, 16% рапсового, 30% промежуточного, 19% растений

нового типа с горчичными признаками и 8% растений нового типа с рапсовыми признаками.

Анализ различных типов гибридов второго поколения показал, что частота встречаемости корневых опухолей по типам различна (табл. 3). Наибольшее число растений с опухолями отмечено среди гибридов горчичного (59%), нового горчичного (80%) и промежуточного (64%) типов.

ТАБЛИЦА 3

Опухоли на корнях разных типов F_2 гибридов горчицы с яровым рапсом

Опыт 1956 г.

Типы гибридов F_2	Число просмотренных растений	Число растений с опухолями	% растений с опухолями
Горчичный	169	100	59
Промежуточный . .	246	157	64
Новый горчичный .	77	61	80
Рапсовый	125	17	14
Новый рапсовидный	50	15	30

Среди гибридов рапсового и нового рапсовидного типов с опухолями было лишь 14 и 30% растений. Аналогичные данные получены и по гибридам горчицы с озимым рапсом. Такая приуроченность опухолей к горчичным типам гибридов отмечена нами также в III и IV поколениях.

Частота появления генетических опухолей на корнях горчично-рапсовых гибридов зависит так же от того, какой вид взят за материнский при скрещивании. Данные учета (табл. 4) показывают, что во втором поколении гибридов от скрещивания горчицы с рапсом с опухолями было 25% растений, а от обратных скрещиваний только 16%, что связано с выщеплением при обратных скрещиваниях большего количества гибридов рапсовых типов, чем при прямых комбинациях.

ТАБЛИЦА 4

Опухоли на корнях F_2 гибридов горчицы с рапсом при реципрокных скрещиваниях

Опыт 1957 г.

Комбинация скрещивания	Число просмотренных растений	Число растений с опухолями	% растений с опухолями
Горчица сарептская × рапс озимый . . .	615	157	25
Рапс озимый × горчица сарептская . . .	212	34	16

Таким образом, во всех случаях рапсовый и рапсовидные типы гибридов в меньшей степени склонны к образованию генетических опухолей. Причина этого явления в настоящее время нам неясна. Возможно, это связано с более высокой сбалансированностью растений рапсовых типов.

В тесной связи с частотой появления опухолей на гибридах горчичного и рапсового типов находится отмеченное нами влияние условий выращивания гибридов горчицы с озимым рапсом на появление опухолей во втором поколении. Так, гибриды F_2 (табл. 5), выращенные при осеннем посеве, имели лишь 4.4 и 1.5% растений с опухолями, тогда как выращенные при весеннем посеве — 26.2 и 22.8%, т. е. больше в 6 и 15 раз.

Такое резкое уменьшение числа растений с опухолями у гибридов второго поколения при осеннем посеве происходит за счет пониженной зимостойкости растений горчичного типа, выпавших по этой причине из учета.

Условия выращивания гибридов первого поколения не оказывают значительного влияния на частоту появления опухолей у гибридов второго

ТАБЛИЦА 5

Влияние условий выращивания озимых горчично-рапсовых гибридов на появление опухолей в F_2

Опыт 1957 г.

Условия выращивания F_1	Условия выращивания F_2	Число просмотренных растений	Число растений с опухолями	% растений с опухолями
При осеннем посеве	При осеннем посеве	543	24	4.4
	При весеннем посеве	488	128	26.2
При весеннем посеве	При осеннем посеве	64	1	1.5
	При весеннем посеве	127	29	22.8

поколения, однако можно отметить некоторую тенденцию к уменьшению процента растений с опухолями у потомства гибридов F_1, выращиваемых при весеннем посеве в сравнении с потомством таких же гибридов, выращиваемых в F_1 при осеннем посеве. Эта разница составляет около 3% в пользу осеннего срока посева.

Для изучения вопроса наследования опухолей был проведен анализ 12 семей F_3, имевших опухоли во втором поколении, и 19 семей F_3, не имевших опухолей в F_2. Результаты анализа показывают (табл. 6), что потомства с опухолями были получены от всех растений F_2, имевших клубеньки на своих корнях и от 58% растений F_2, которые опухолей не имели.

ТАБЛИЦА 6

Результаты анализа потомств гибридов F_2 с опухолями и без опухолей

Опыт 1957 г.

Исходные растения (F_2)	Просмотрено потомств в F_3 (шт.)	Из них имеют опухоли (шт.)	% потомств с опухолями
С опухолями	12	12	100
Без опухолей	19	11	58

При этом число растений с опухолями в таких потомствах в обоих случаях было примерно одинаковым, а сами потомства, как правило, были морфологически пестрыми. Большинство же семей, у которых не было ни одного растения с опухолями, были морфологически однородными.

Полученные данные позволяли предположить связь между наличием опухолей на корнях гибридов и их константностью. Специально проведенный анализ морфологически константных и расщепляющихся семей гибридов в третьем и четвертом поколениях подтвердил (табл. 7) наше предположение. Оказалось, что среди константных потомств только 15.8% в третьем поколении и 23.8% потомств в четвертом поколении имели растения с корневыми опухолями, тогда как среди расщепляющихся потомств семей с опухолями было соответственно 93.4 и 73.1%.

ТАБЛИЦА 7

Частота встречаемости семей с опухолями среди морфологически константных и расщепляющихся потомств

Опыт 1957 г.

Константность семей по морфологическим признакам	III поколение: просмотрено семей (шт.)	III поколение: из них с опухолями (в %)	IV поколение: просмотрено семей (шт.)	IV поколение: из них с опухолями (в %)
Константные	76	15.8	42	23.8
Расщепляющиеся	61	93.4	46	73.1

Полученные данные указывают на то, что наличие корневых опухолей действительно является показателем несбалансированности гибридных растений и, что самое главное, отсутствие опухолей может быть с успехом использовано при работе с горчично-рапсовыми гибридами в качестве нового признака при отборе на константность.

Очевидно, что дальнейшая разработка вопроса о взаимозависимости генетических корневых опухолей и константности гибридных растений с проверкой на других комбинациях скрещивания видов рода *Brassica* может дать в руки селекционеров новый полезный метод.

ЛИТЕРАТУРА

Карпеченко Г. Д (1924). Межродовые гибриды *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. Научно-агрономич. журн., 5—6 : 390—410. — (Костов Д.) Kostoff D. (1933). Tumor Problem in the light of researches on plant tumors and galls and its relation to the problem of mutation. Protoplasma, 20 : 440. — Костов Д. (1934). Мутационная теория происхождения опухолей в свете изучения опухолей и галлов у растений. Природа, 2. — Синская Е. Н. (1928). Масличные и корнеплоды семейства *Cruciferae*. — Слудская Л. А. (1953). Образование опухолей и другие патологические явления при отдаленной гибридизации косточковых. Тр. по прикладн. ботан., генет. и селекц., 30, 1 : 59—64. — Izard C. (1953). Sur les tumeurs spontanées de certains hybrides interspécifiques de *Nicotiana*. Comptes rendus hébdomadaires des séances de l'Académie d'Agriculture de France, 39, 8 : 409. — Kajanus B. (1917). Über Bastardierungen zwischen *Brassica napus* L. und *Brassica rapa* L. Zeit. f. Pflanzenzüchtung, V : 265. — Kehr A. E. (1951). Genetic tumours in *Nicotiana*. Amer. naturalist, 85. — Lund og Kjärskou. (1885). Morphologisk-anatomisk Beskrivelse af *Brassica oleracea*, *Br. campestris* og *Br. napus*, Botan. Tidsskrifta, XV. Реф.: Iusts botan. Jahresber. 1885, 13/1; Botan. Centralbl., XXVII : 326. — Wilson I. (1911). Experiments in Grossing Turnips. Trans. Highl. Agric. Soc. Scotl.

Всесоюзный
научно-исследовательский институт
масличных и эфиромасличных культур,
Краснодар.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

А. И. Прошкина-Лавренко

ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ НЕКОТОРЫХ ЧЕРНОМОРСКИХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

С 2 таблицами рисунков

Диатомовые водоросли планктона Черного и Азовского морей в подавляющем большинстве своем являются морскими эвригалинными формами. Солевыносливость многих из них очень широка. Так, например, планктонный вид Черного и Азовского морей *Sceletonema costatum* (Grev.) Cl., развивающийся в этих морях в массе, обитает в морях с нормальной морской соленостью 34—36‰, в Черном с соленостью 18‰ и ниже, а также в Азовском море и Таганрогском заливе при солености 2.54—12.80‰, иначе говоря диапозон солевыносливости этого вида колеблется от 2.5 до 36‰. Подобная солевыносливость характерна для другого массового азовско-черноморского вида *Thalassionema nitzschioides* Grun., она колеблется от 1.22 до 36‰. У других морских массовых видов Азовского и Черного морей солевыносливость колеблется в более узких пределах.

Естественно, что большинство из этих широко эвригалинных видов являются широко распространенными или космополитами и имеют массу популяций.

Наши наблюдения над диатомовыми Черного и Азовского морей показали, что многие из морских видов, обитающих в этих морях, в водах с пониженной соленостью, имеют некоторые мелкие морфологические особенности. Одна из характерных особенностей — уменьшение их размеров, выходящих за пределы, указанные в диагнозах этих видов, составленных по материалам европейских морей с нормальной морской соленостью.

В таблице мы указываем размеры некоторых массовых планктонных диатомовых Черного и Азовского морей и размеры, данные в их диагнозах (по европейскому материалу).

Размеры диаметра клеток в μ некоторых массовых азовско-черноморских видов (в Черном, Азовском и европейских морях)

Виды	Моря		
	европейские	Черное	Азовское
Sceletonema costatum (Grev.) Cl.	3.5—18	1.8—12.25	1.2—12.5
Leptocylindrus danicus Cl.	6—12	2.5—8	1.25—6.75
Rhizosolenia calcar-avis Schultze	8—100	5—57.5	4.5—17.5
Coscinodiscus gigas Ehr.	150—300	97—195	52—250

Уменьшение размеров клеток у видов морского происхождения — обычное явление как для планктонных, так и для бентосных диатомовых Азовского и Черного морей.

Нередко кроме уменьшения размеров наблюдаются мелкие изменения в форме клеток и в структуре створок. На табл. I, *1—7* приведены рисунки космополита *Sceletonema costatum* из Черного и Азовского морей, на которых видно, как сильно изменяются размеры и форма клеток у этого вида. Не меньшую изменчивость можно наблюдать также у других массовых азовско-черноморских видов, например у широко рас-

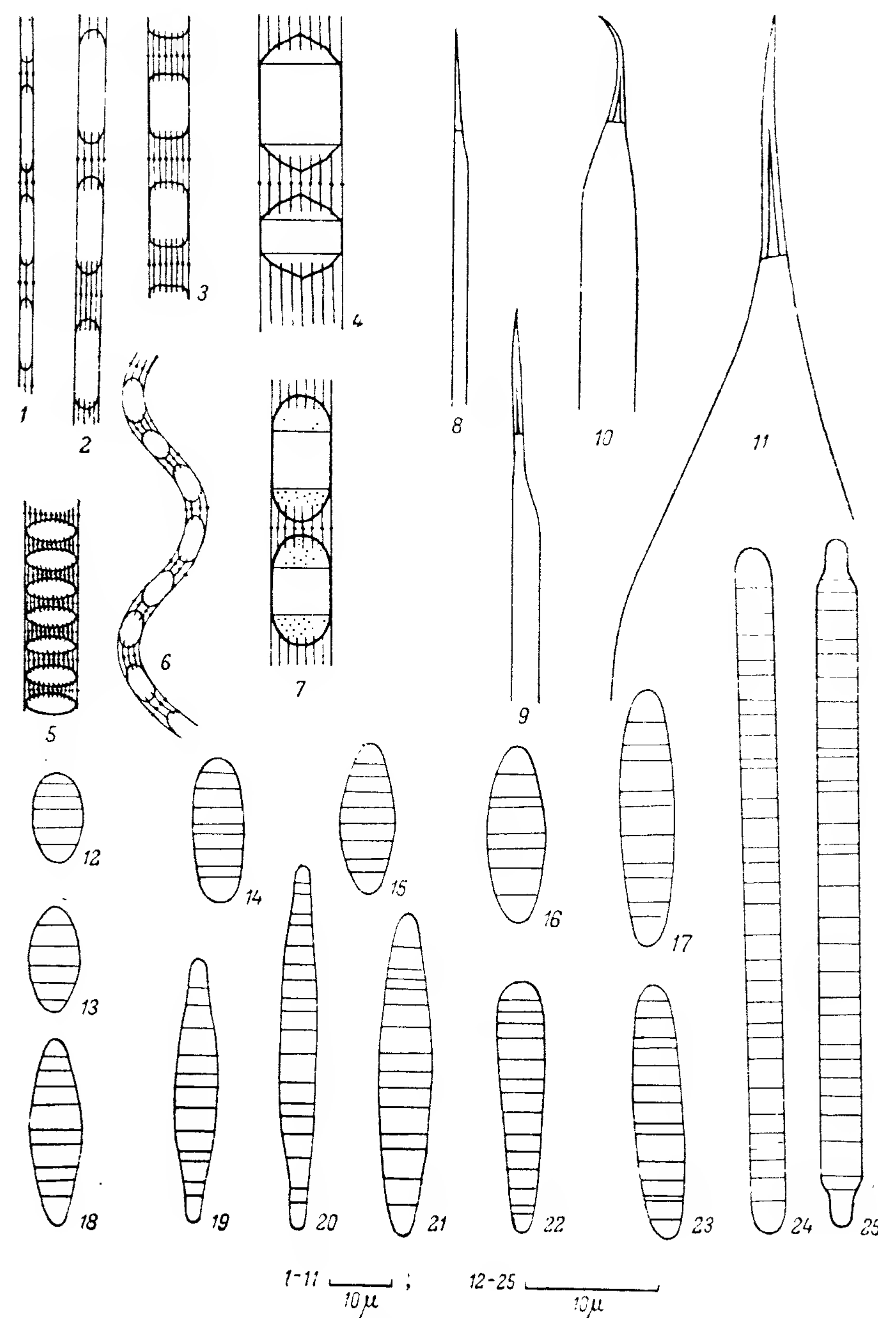


Таблица I.

1—7 — *Sceletonema costatum* (Grev.) Cleve. Изменчивость формы колонии, формы клеток и створок. *8—11* — *Rhizosolenia calcar-avis* M. Schultze. Изменчивость диаметра клеток и формы створок (колпачков). *12—25* — *Diatoma vulgare* f. *subsalina* Pr.-Lavr. Изменчивость размеров и формы створок.

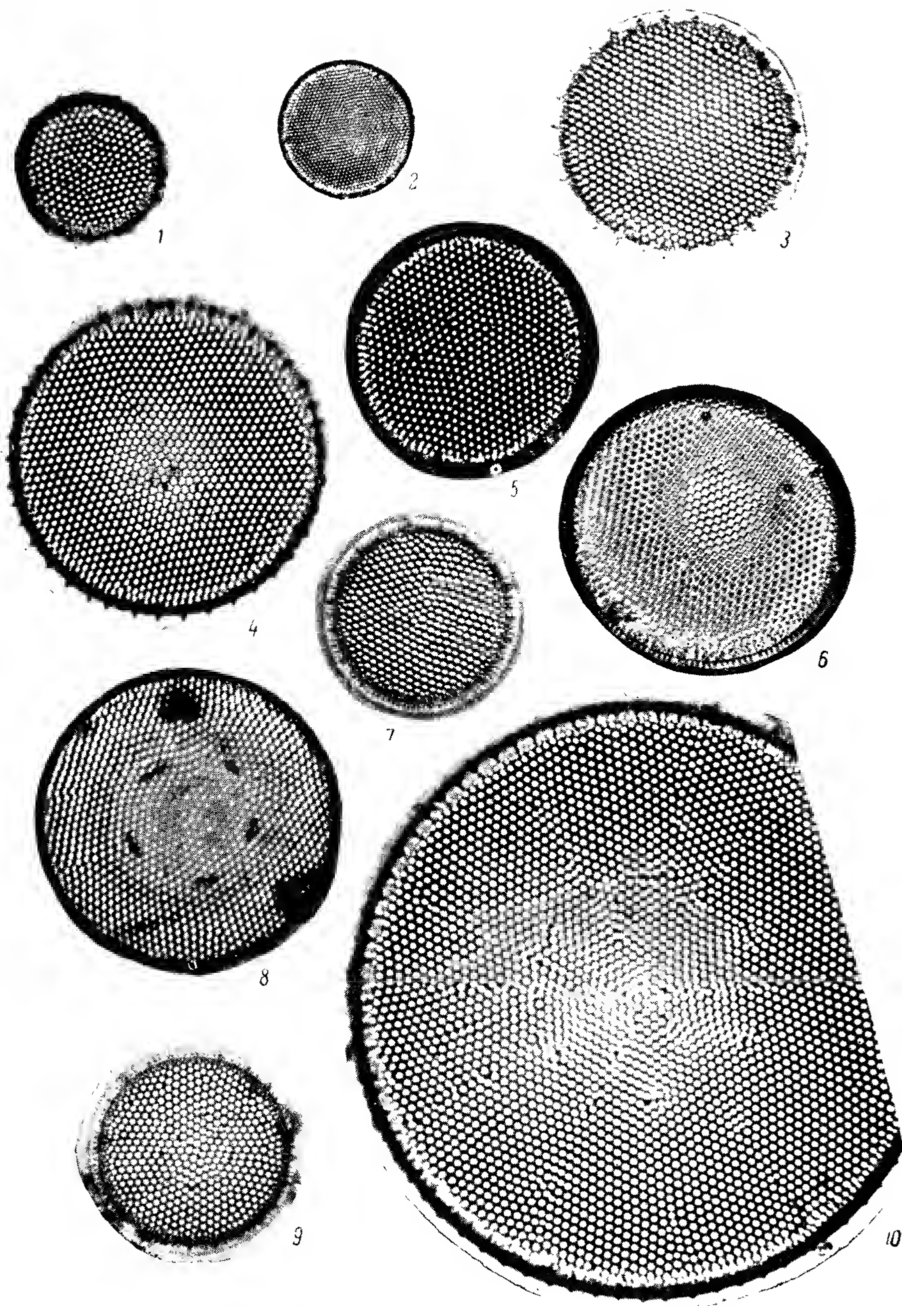


Таблица 11.

1—10 — *Thalassiosira ornata* Pr.-Lavr. Изменчивость тангентальной структуры створки в направлении образования параллельных, радиальных и пучковидных рядов ареол. На фиг. *7—10* заметна раздвинутость ареол в месте выхода слизистых тяжей, скрепляющих смежные клетки в колонию. Увел.: 2 — 450, 9 — 1000, остальные — 1100.

пространенного тепловодного вида *Rhizosolenia calcar-avis*, у которого очень изменчив диаметр клетки, а в связи с этим меняется форма створки (колпачка) и количество продольных рядов чешуек во вставочных ободках (табл. I, *8—11*). То же явление наблюдается и у космополитного вида *Rh. alata* Brightw., у которого и до сих пор европейские систематики выделяют разновидность var. *gracillima* Cl., отличающуюся от var. *alata* только диаметром клетки 5—7 μ (у var. *alata* диаметр клетки 7—15 μ). В Черном море у этого вида наблюдаются популяции, диаметр клеток которых варьирует от 2 до 13 μ, при этом обитают они в одних и тех же экологических условиях, иначе говоря нет никакого основания для выделения у этого вида внутривидового таксона, отличающегося размерами.

Изменения структуры также наблюдаются у многих морских видов, обитающих в Черном и Азовском морях. Так, например, у *Coscinodiscus gigas* и *C. janischii*, для которых характерно большое и неравномерно ограниченное среднее поле, в солоноватых водах Азовского и Черного морей наблюдается изменение среднего поля, которое уменьшается и оконтуривается кольцом ареол. Европейские систематики различают у *Coscinodiscus jonesianus* (Grev.) Ostf. разновидности var. *jonesianus* и var. *commutatus*, а также у *C. granii* Gough различаются var. *granii* и var. *aralensis*, тогда как в Черном и особенно в Азовском морях разновидности этих видов не различимы ни по размерам, ни по структуре (Прошкина-Лавренко, 1955).

По мере углубления исследований диатомовых водорослей накопляются сведения, свидетельствующие о значительно большей их изменчивости, чем предполагалось ранее. Выделены некоторые полиморфные виды, у которых клетки в одной и той же колонии или в различных колониях полиморфны (*Melosira granulata* [Ehr.] Ralfs, *M. sulcata* [Ehr.] Kütz. и др.). Установлены диморфные формы, например у *Rhizosolenia hebetata* (Bail.) Gran, у которой летняя форма ранее считалась особым видом — *R. semispina* Hensen. Уничтожены у многих видов разновидности и формы, отличающиеся от основной разновидности только величиной, и в связи с этим уточнены размеры видов.

Исправлены ошибки систематиков, установивших внутривидовые таксоны у полиморфных видов. Так, например, в СССР известен сильно полиморфный пресноводный вид *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) M. Schm., у которого первоначально было описано 3 разновидности var. *stricta* M. Schm., var. *curvirostris* Temp. et Brun и var. *sibirica* Grun., к которым Скворцовым и Мейером (Skvortzow a. Meyer, 1928) было прибавлено еще 3 новых разновидности и 14 форм. Прав был В. С. Порецкий, указавший, что этот очень полиморфный вид следует понимать в широком смысле, включающем все варьететы, так как все варьететы и переходные между ними формы были обнаружены им в обрастаниях одного и того же камня и в одной и той же колонии (Порецкий, 1927 : 8; табл. II, *1—6*).

Особенно показательны примеры изменчивости видов, наблюдающиеся среди ископаемых диатомовых, где нам приходится иметь дело с массовым материалом вида и изучать его «во времени», иногда измеряемом геологическим периодом, чего мы не можем сделать на современном материале диатомовых. Один из поразительных примеров изменчивости меотического вида *Cymatosira sawtschenkoi* опубликован нами (Прошкина-Лавренко, 1960 : 54; табл. II, рис. *1—19*). У этого вида размеры панциря колеблются в отношении 1 : 20, форма створок изменяется от ланцетных до круглых, а также соответственно изменяется расположение структурных элементов на створке от продольных рядов ареол до циклических и беспорядочно разбросанных. Таким образом, в этом виде совмещаются признаки обоих классов диатомовых — *Centricae* и *Pennatae*.

Как известно, диатомовые имеют кремневый панцирь, который не растет и не растягивается, поэтому в результате ряда делений клетки он достигает предельно малых размеров для данного вида, после чего происходит образование ауксоспоры, сопровождаемое редуцированным половым процессом. В ауксоспоре, имеющей форму пузыревидной клетки, лишенной кремневого панциря, свободно образуется новая вегетативная клетка, по своим размерм в 2—3 раза превышающая клетку, произведшую ауксоспору. При этом внешние условия имеют влияние на формирование новой клетки в ауксоспоре. Возникающие таким образом популяции обладают не только более крупными размерами, но могут иметь и мелкие морфологические отличия (Karsten, 1897; Wimpenny, 1936, 1946, 1956; Gastrang, 1937; Lucas a. Stubbing, 1948; Geitler, 1951; Hohn, 1959; Egusa, 1959).

Кроме того, Густедт (Hustedt, 1955) показал, что даже в процессе вегетативного деления клетки у дочерних клеток при образовании новых створок могут произойти мелкие изменения в структуре створок. Хотя подобные наблюдения в природе еще не многочисленны, но они уже являются доказательством того, что изменчивость у диатомовых происходит при образовании новых клеток и при этом экологические условия имеют определенное значение.

Нам при исследовании планктонных и бентосных диатомовых Черного моря приходилось наблюдать у некоторых видов как изменчивость формы клеток, так и структуры створок. Ниже мы приводим два примера изменчивости солоноватоводных форм, являющихся, по-видимому, черноморскими эндемиками (другие местонахождения этих форм неизвестны). Одна из них, *Diatoma vulgare* Bory var. *vulgare* f. *subsalina* Pr.-Lavr. (сем. *Tabellariaceae*, кл. *Pennatae*) — бентосная колониальная форма, обладающая

широкой изменчивостью формы клетки. Вторая — *Thalassiosira ornata* Pr.-Lavr. (сем. *Coscinodiscaceae*, кл. *Centricae*), — планктонная колониальная форма, отличающаяся изменчивостью структуры створки.

1. *Diatoma vulgare* Bory var. *vulgare* f. *subsalina* Pr.-Lavr. (Табл. I, *12—25*).

Diatoma vulgare Bory var. *vulgare* очень широко распространена в бентосе пресноводных водоемов северных и умеренных широт. Этот вид богат разновидностями, все они пресноводные, за исключением одной — var. *constricta* Grun., обитающей преимущественно в планктоне слегка солоноватоводных водоемов.

Описанная нами forma *subsalina*[1] встречена в северо-западном районе Черного моря против устья р. Днестра на глубине 10 м, где она обитала во множестве, густо обрастая талломы *Urospora mirabilis*. Эта солоноватоводная эпифитная форма очень варьирует по длине и форме клетки. Длина клетки 5.5—56.1 μ, ширина 4.4—5 μ. Форма клеток изменчива, одни из них тождественны *Diatoma vulgare* Bory var. *vulgare* (табл. I, *18*), другие — var. *brevis* Grun. (табл. I, *16*, *17*), третьи — var. *ovalis* (Fricke) Hust. (табл. I, *12—14*), четвертые var. *linearis* Grun. (табл. I, *23*, *24*), пятые — *D. elongatum* var. *tenuis* (Ag.) V. H. (табл. I, *19—21*). Между этими формами имеются все переходные формы клеток. Здесь мы наблюдаем формы, свойственные двум близким видам — *D. vulgare* Bory и *D. elongatum* (Lyngb.) Ag.

Разнообразие формы клеток наблюдается в одном и том же пункте, на одной и той же глубине и на одном и том же экземпляре *Urospora*, иначе говоря в одних и тех же экологических условиях. Подобное изменение формы неизвестно ни у одной из разновидностей *Diatoma vulgare*. По-видимому, эта очень пластичная форма, найденная нами в довольно необычных для этого вида условиях, находится в стадии образования многочисленных популяций. Других местонахождений этой формы в Черном море нами не обнаружено.

2. *Thalassiosira (Coscinosira) ornata* Pr.-Lavr. (Табл. II, *1—10*).

Роды *Thalassiosira* Cleve и *Coscinosira* Gran по строению панциря и структуре створки настолько близки к роду *Coscinodiscus* Ehr., что современные систематики (Cleve-Euler, 1951) включают их в род *Coscinodiscus* в качестве подродов.

Описанный нами черноморский планктонный вид *Thalassiosira ornata* (Прошкина-Лавренко, 1959 : 76, рис. 1—8)[2] отличается изменчивостью структуры створки. У этого вида ареолы на створке располагаются рядами, которые у большинства клеток направлены тангентально (табл. II, *1*, *2*). Но среди клеток этого вида у очень многих створки имеют ряды ареол, переходящие от тангентальных в прямые до параллельных включительно, со всеми переходами между тангентальными и параллельными рядами (табл. II, *3—6*). У других клеток тангентальная структура переходит в радиальную и далее усложняется еще тем, что радиальные ряды группируются в пучки (табл. II, *7—10*).

Расположение рядов ареол у рода *Coscinodiscus* имеет большое систематическое значение. На основании их расположения род делится на секции: *Inordinati*, *Lineati*, *Radiati* и *Fasciculati*. Таким образом, изменчивость структуры у *Thalassiosira ornata* выходит даже за пределы признаков секций рода, что в данном случае имеет основной интерес.

Помимо изменчивости в расположении ареол, на створках этого вида заметна изменчивость в размерах и форме щелей, через которые выходят наружу слизистые тяжи, соединяющие клетки в колонию. У большинства створок эти щели совсем не выражены (табл. II, *2*, *5*, *6*), у некоторых они едва намечаются (табл. II, *1*, *3*, *4*, *7*) или же очень резко выражены (табл. II, *8—10*).

Среди диатомовых бентоса и планктона Черного моря наблюдаются еще примеры изменчивости, но в данном случае нами специально были взяты молодые эндемичные черноморские виды, находящиеся, возможно, в стадии становления.

Наблюдения над подобными сильно изменчивыми видами с целью установления границ их изменчивости и выяснения ее причин очень важны для диатомологов-систематиков, морфологов и палеонтологов. Это позволит исправить таксономические ошибки, избежать дальнейших систематических погрешностей и идентифицировать современные виды с их ископаемыми предками.

Литература

Порецкий В. С. (1927). Материалы к изучению обрастаний в водоемах Карелии. I. Обрастание в текучих водах. Тр. Бородинской пресноводн. биолог. станц. в Карелии, 5. — Прошкина-Лавренко А. И. (1955). Диатомовые водоросли планктона Черного моря. — Прошкина-Лавренко А. И. (1959). Новый вид рода *Thalassiosira* Cleve из Черного моря. Бот. матер. Отд. спор. раст.

[1] Описание этого вида дано в нашей работе «Диатомовые водоросли бентоса Черного моря» (в печати).

[2] Роды *Coscinosira* и *Thalassiosira*, имеющие одинаковую структуру, но отличающиеся только количеством студенистых тяжей, соединяющих клетки в колонию, я соединяю вместе и, согласно приоритету, называю р. *Thalassiosira*.

БИН АН СССР, XII. — Прошкина-Лавренко А. И. (1960). Новые и интересные диатомовые водоросли из меотических отложений Причерноморья. Бот. матер. Отд. спор. раст. БИН АН СССР, XIII. — Cleve-Euler A. (1951). Die Diatomeen von Schweden und Finnland. Küngl. Sv. Vet.-Akad. Handlingar, 2, 1. — Egusa S. (1959). Size variations in plankton diatoms and some considerations on their ecological significance. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 15, 7. — Gastrang W. (1937). On the size changes of Diatoms and their organographic significance. Journ. mar. biolog. Assoc. U. K., 22. — Geitler L. (1951). Kopulation und Formwechsel von *Eunotia arcus*. Osterr. bot. Zeitschr., 98, 3. — Hohn M. (1959). Variability in three species of *Gomphonema* (*Bacillariophyceae*) undergoing auxospore formation. Notulae naturae, № 316. — Hustedt F. (1955). Zellteilungsfolge und variabilität bei Diatomeen. Arch. Microbiol., 21, 4. — Karsten G. (1897). Die Formänderungen von *Sceletonema costatum* (Grev.) Grun. und ihre Abhängigkeit von äusseren Faktoren. Wiss. Meeresuntersuch. K. Kommission, 3. — Lauby A. (1909). De l'action des eaux minérales sur la striation et la forme des valves des Diatomées. Compt. Rend. Acad. Sci., 149. — Lucas D. a. Ph. Stubbing. (1948). Continuous plankton records: size variations in Diatoms and their ecological significance. Hull. Bull. mar. ecol., II, 12. — Skvortzow B. W. a. K. I. Meyer. (1928). A contribution to the Diatoms of Baikal lake. Proc. of the Sungaree River biolog. stat., 1, 5. — Wimpenny R. (1936). The size of diatoms. I. The diameter variation of *Rhizosolenia styliformis* Brightw. and *R. alata* Brightw. in particular and of pelagic marine diatoms in general. Journ. mar. biolog. Assoc. U. K., 21. — Wimpenny R. (1946). The size of diatoms. II. Further observations on *Rhizosolenia styliformis* Brightwell. Journ. mar. biolog. Assoc. U. K., 26. — Wimpenny R. (1956). The size of diatoms. III. The cell width of *Biddulphia sinensis* Greville from the southern North Sea. Journ. mar. biolog. Assoc. U. K., 35.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 15 I 1961).

А. П. Нечаев

СЕВЕРНАЯ ГРАНИЦА АМУРСКОГО БАРХАТА

С 1 рисунком

Изучение северной границы распространения тех или иных растений, выяснение экологических условий и особенностей биологии их на крайних пределах обитания имеет большой теоретический интерес и определенное практическое значение. Исследование закономерностей формирования ареала того или иного растения близ северного рубежа распространения дает возможность глубже познать его биоэкологию и установить причины, способствующие или ограничивающие продвижение вида к северу.

Изучение этой проблемы в практических целях необходимо для натурализации ценных деревьев или создания их культур за пределами естественного ареала. Во многих случаях исследование распространения таких хозяйственно важных растений, каким является *Phellodendron amurense* Rupr. (амурский бархат, амурское пробковое дерево), приводит к выявлению новых насаждений с их участием, к расширению сведений о их запасах, к увеличению сырьевых ресурсов, необходимых для многих отраслей народного хозяйства.

Специальных исследований, посвященных изучению северной границы амурского пробкового дерева, до настоящего времени не проводилось. Некоторые исследователи, давшие описание растительного покрова отдельных частей Дальнего Востока, изучали пункты распространения или даже намечали северную границу ареала амурского бархата. Так, К. И. Максимович в 1883 г., в одной из своих работ, посвященной обозрению растительности Восточной Азии, приводит схематическую карту, на которой прочерчивает линии северных границ ряда деревьев и кустарников, в том числе и амурского бархата.

В других литературных источниках, посвященных растительному покрову разных областей Амурской области и Хабаровского края, встречаются отдельные сведения о нахождении деревьев бархата в тех или иных пунктах его северного ареала. Во всех случаях авторы этих работ ограничивались только кратким упоминанием пункта находки, не вдаваясь в рассмотрение отдельных особенностей развития или биоэкологии растения в целом. Такие краткие упоминания о бархате встречаются в трудах

А. Ф. Будищева (1867), Ф. Б. Шмидта (1874), В. С. Доктуровского (1909), М. Ф. Короткого (1912), А. А. Строгого (1928—1929), В. Б. Сочавы (1934), Ю. К. Якимова (1934), А. П. Нечаева (1941), в сборнике «Бархат амурский» (1952) и некоторых других. Краткие сведения об отдельных точках произрастания амурского бархата и общий анализ северной границы его приводятся в нашей статье, посвященной описанию пойменной растительности, в том числе и насаждений бархата в нижнем течении р. Селемджа (Нечаев, 1959).

Материал о северной границе амурского пробкового дерева собирался нами в течение многих лет изучения растительности южной части Дальнего Востока, особенно подробные данные добыты на протяжении последних четырех лет во время исследования растительного покрова речных пойм Северного Приамурья. Пределы распространения бархата нами были выявлены в 1946 г. в долине р. Хор (Нечаев, 1949), а в 1954 г. в пойме р. Бикин. Летом 1957 г. установлены особенности распространения этого растения в нижнем течении р. Селемджи, в средней части р. Зеи и в низовьях р. Буреи Амурской области. В 1958 и 1959 гг. исследовательские работы охватили Нижний Амур, главным образом окрестности сс. Софийск, Мариинск и Киселевка Ульчского района, район г. Советская Гавань и нижнего течения р. Тумнин Хабаровского края. Наконец, в летний период 1960 г. нами была уточнена северная граница амурского бархата на среднем отрезке р. Буреи и в долинах ее притоков — рр. Тырмы, Талой и Верхнего Мельгина, а в 1961 г. в поймах рек Горин и Хунгари.

Эти исследования позволили, во-первых, более или менее детально проследить северный рубеж амурского пробкового дерева в пределах Амурской области и Хабаровского края, во-вторых, выяснить особенности роста и развития деревьев бархата на северных пределах распространения и, в-третьих, выявить решающий экологический фактор, в одних условиях способствующий, а в других местах ограничивающий развитие этого растения в северных районах произрастания его.

Северная половина ареала амурского бархата, целиком расположенная в материковой части советского Дальнего Востока, при рассмотрении ее с запада на восток распадается на островную или изолированную и основную или главную части, неравные по площади (см. рисунок). Островная часть, имеющая удлиненную и извилистую форму, протягивается по долинам рр. Зеи и Селемджи с юго-запада на северо-восток на расстояние, считая по прямой линии, около 170 км и не выходит за пределы пойм упомянутых рек. Узкая, прерывистая полоса насаждений бархата, переходящая с одного «острова» на другой, начинается от устья впадающей в Зею р. Томь. Отсюда она тянется вверх по реке на север и проникает в долину Селемджи, уходя вверх по последней до места слияния с правым притоком — р. Мамын. Этот пункт нужно считать крайней северной точкой всего ареала бархата (52°02′ с. ш. и 129°22′ в. д.).

Примечательно, что деревья бархата не встречаются в долине р. Зеи выше впадения в нее Селемджи, хотя проникают отсюда вверх по последней более чем на 40 км. Имеющиеся в литературе сведения о произрастании деревьев бархата в районе устья р. Норы и даже вблизи устья р. Быссы, впадающих в Селемджу выше Мамына, лишены основания. Наши исследования, проведенные в этой части долины р. Селемджи, не подтвердили наличия здесь амурского бархата.

Крайняя западная точка северной границы основного ареала пробкового дерева в пределах Дальнего Востока находится в долине р. Амур, на одном из безымянных островов, расположенном между китайским г. Айгунь на правом берегу и пос. Красный Тамбовского района Амурской области на левом берегу или в 25 км ниже устья р. Зеи. Ближайший пункт изолированной части ареала бархата отстоит от крайней западной точки основного ареала, если считать по прямой линии вдоль долин Амура и Зеи, на расстоянии около 120 км. Пойменные острова, лежащие вдоль этой линии, лишены насаждений бархата, хотя на них, казалось бы, имеются возможности для его произрастания.

Отрыв изолированной части ареала от главной произошел, по-видимому, в недавнее историческое время и связан с деятельностью человека. Пойменные леса с участием бархата, существовавшие ранее в низовьях Зеи и далее на Амуре, полностью уничтожены в результате неоднократных рубок и теперь не могут самовосстановиться в связи с необратимыми изменениями, которые произошли в процессе почвообразования. Наличие в прошлом лесов с участием бархата подтверждается высказыванием одного из первых исследователей растительности Приамурья — К. И. Максимовича (1883 г.), который при описании растительного покрова террас Среднего Амура, на которых сейчас полностью отсутствует древесная растительность, упоминает об отдельных деревьях липы, ясеня, ильма и бархата, произраставших тут в окружении густого степного травостоя.

От Айгуньского острова северный рубеж основного ареала бархата, придерживаясь левого берега Амура, протягивается прерывистой линией на юго-восток до устья р. Буреи. Отсюда граница распространения пробкового дерева круто поворачивает на север, уходя вверх по течению вдоль правого берега этой реки на расстояние более 250 км, считая от устья Буреи до места впадения в нее правого притока — р. Верхний Мельгин, по которому поднимается вверх на 8—10 км. Ранее существовало мнение, что бархат по р. Бурее поднимается лишь до устья р. Тырма (Доктуровский,

1909). Наши исследования уточнили границу распространения пробкового дерева в долине этой реки и отодвинули ее почти на 80 км к северу.

От устья Верхнего Мельгина граница бархата переходит на левый берег Буреи и следует вдоль него на юг, углубляясь все далее и далее вверх по долинам пересекаемых ею мелких таежных речек и сравнительно крупных левых притоков (рр. Талая,

Схематическая карта северной границы ареала *Phellodendron amurense* Rupr.
1 — граница ареала; *2* — государственная граница.

Тырма и др.). Еще далее к югу граница покидает пределы поймы, поднимается на террасы и склоны долины и кое-где выходит на низкие водоразделы. Не достигая Зейско-Буреинской равнины, северный рубеж пробкового дерева огибает с юга многочисленные хребты Буреинских гор и Малого Хингана, проникая в глубь речных долин далеко на север и отступая по водоразделам на юг. По р. Урми бархат идет на север до устья ее правого притока — р. Космуна, расположенного в 25 км выше с. Талакан Кур-Урмийского района Хабаровского края.

Выйдя из долины р. Урми, северная граница пробкового дерева, продолжая огибать по склонам с юга горные хребты, заходит в долину р. Кур, по которой подни-

мается почти на 120 км. После выхода из долины этой реки описываемый рубеж снова круто поворачивает на север и, образуя причудливую бахрому, протянувшуюся вдоль долины Амура, углубляется в бассейн р. Горин. Это последний и самый северный для бархата приток Нижнего Амура, вверх по течению которого его северная граница проникает примерно на 100 км. Ниже устья р. Горин линия границы бархата выходит в пойму Амура и, проходя через пойменные острова, достигает окрестностей с. Киселевки Ульчского района Хабаровского края, где на одном из пойменных островов и находится северный пункт распространения бархата на Нижнем Амуре (Нечаев, 1960). Наши исследования не подтвердили до сих пор существовавшее мнение, что бархат встречается ниже с. Киселевки в районе пос. Софийск и Мариинск (Будищев, 1867; Якимов, 1934).

От с. Киселевки граница пробкового дерева переходит на правый берег Амура и резко поворачивает к югу, формируя бахромчатую линию, проникающую в виде длинных языков по речным долинам на восток. По долине р. Хунгари бархат поднимается выше пос. Хунгари, расположенного на железной дороге Пивань—Советская Гавань, примерно на 150 км от устья. По р. Хор деревья бархата следуют вверх до устья левого притока — р. Сукпай, что составляет более 200 км от места впадения этой реки в Уссури. На р. Бикин последние деревья бархата отмечены вблизи устья его правого притока р. Улунга, что составляет около 300 км от этого пункта до берега р. Уссури. На расстоянии более 350 км пробковое дерево проникает вверх по р. Иман. По другим рекам Приморского края бархат поднимается на 100—150 км.

На широте около 44° с. ш. северная граница амурского бархата обходит с юга многочисленные хребты Южного Сихотэ-Алиня и выходит к побережью моря. Отсюда ее извилистая линия в последний раз устремляется на север и проходит вдоль подножья восточных склонов Сихотэ-Алиня, оставляя между предгорьями и морским берегом узкую, во многих местах прерывающуюся полосу насаждений бархата, укрывающихся от неблагоприятного воздействия ветров в распадках горных ключей и таежных речек. Крайний северный пункт приморского отрезка границы приурочен к нижней части р. Коппи, впадающей в Японское море почти в 40 км южнее г. Советская Гавань.

Очерченная таким образом северная граница амурского пробкового дерева ни на одном сколько-нибудь значительном участке не образует прямой линии. На большей части протяжения она имеет бахромчатый характер, в западной части и в горах заходит языками по долинам крупных притоков Амура и Уссури на север или поднимается высоко в горы; крайние точки северной границы бархата то далеко уходят на север, то поднимаются высоко в горы. Именно в этих точках происходит смена каких-то определенных условий среды, которые либо ограничивают продвижение бархата к северу, либо начинают способствовать его появлению и нормальному развитию как в этих местах, так и к югу от них.

Показательно, что все упомянутые выше северные пункты распространения пробкового дерева лежат на разных по широте и долготе географических координатах, они в различной степени удалены от морского побережья и приближены к континентальным областям материка и обладают различными сочетаниями климатических условий. Данное обстоятельство наталкивает на мысль, что главной причиной такого своеобразного, резко неравномерного строения линии северного рубежа в распространении бархата, не может быть климат в целом или какой-либо климатический фактор в отдельности.

Действительно, трудно допустить, что в долинах Зеи и Селемджи, лежащих на территории засушливой Амурской области и в бассейне обильной дождями р. Майхэ Приморского края, в устье Буреи и в окрестностях с. Киселевки на Нижнем Амуре или в других столь же удаленных друг от друга точках на границе ареала, имеются одинаковые климатические условия. И, наоборот, напрашивается закономерный вывод, что для указанных точек северной границы бархата характерны свои, неодинаковые суммы и амплитуды колебаний тепла, различные соотношения температурных минимумов и максимумов, разные абсолютная и относительная влажность воздуха и т. д. Исходя из этих логических рассуждений ясно, что весьма несходные климатические условия не могли создать одинаковых возможностей для успешного развития пробкового дерева в различных пунктах его северной границы.

Далее, если рассматривать северную часть ареала бархата с запада на восток, то бросается в глаза, что как только линия границы приближается к речным долинам, так сразу же подпадает под действие какого-то, сильно влияющего фактора и, подчиняясь ему, тут же решительно поворачивается к северу и, наоборот, выходя из долин и встречая на пути водоразделы и горные склоны, где этот фактор отсутствует, круто направляется к югу. Следовательно, именно в речных долинах находится и вне их отсутствует мощный решающий фактор, позволяющий бархату продвигаться на север или подниматься в горы и не влияющий на него на склонах, по которым его северная граница отступает в обратном направлении. Все это — несмотря на то, что климатические условия как в долинах, так и рядом на соседних склонах в среднем имеют почти одинаковые показатели. Это обстоятельство также подтверждает высказанное выше предположение, что, хотя определенные климатические факторы необходимы для роста и развития деревьев бархата на крайних пределах обитания, климат все же не является решающим при формировании северной границы его распространения.

Особенно заметно действие решающего фактора проявляется на западной окраине главной части ареала бархата и еще более резко — в его островной части, в бассейнах рр. Зеи и Селемджи, где амурский бархат растет только в поймах и вовсе отсутствует на внепойменных местообитаниях. В менее заметной форме данный фактор выявляется, но всегда остается решающим на всех остальных участках северной границы.

Дальнейший анализ северной границы ареала пробкового дерева показывает, что насаждения с участием бархата в речных долинах, если следовать с севера на юг, впервые появляются, или в других случаях быстро исчезают, сразу же после впадения в этом месте в главную реку очередного сравнительно крупного ее притока. Так, деревья бархата в естественных условиях впервые встречаются и отсюда идут по долине главной реки далее вниз до ее устья: на Селемдже — ниже впадения в нее р. Мамын; в пойме Верхнего Амура — ниже устья р. Зеи; на Бурее — вблизи устья впадающего в нее Верхнего Мельгина; на Урми — около устья р. Космуна; по долине Хора — ниже притока р. Сукпай; в пойме Бикина — в районе впадения притока р. Улунга и т. д. Эти факты уточняют, что решающий фактор оказывает свое влияние на распространение бархата впервые ниже впадения в ту или иную главную реку одного из ее крупных притоков и становится постоянно действующим ниже этого места.

Таким решающим фактором, в среднем одинаково действующим на всех указанных точках северной границы пробкового дерева, может быть только пойменный субстрат. Во всех упомянутых случаях скорость течения главной реки после слияния с притоком в определенной степени изменяется, темпы преобразования поймы соответственно замедляются, что отражается на характере формирования субстрата. Это в свою очередь создает возможность для диссеминации и дальнейшего развития насаждений пробкового дерева. Указанный процесс на всех крайних точках северного рубежа бархата протекает примерно одинаково и в значительной степени независимо от местных климатических условий. Одинаковые эдафические условия этих мест, несмотря на различия в климате, создают возможности для появления и дальнейшего произрастания пробкового дерева.

Наши исследования подтвердили решающую роль эдафического фактора на крайних пределах существования амурского бархата. В северных точках ареала пробковое дерево встречается только в поймах рек, произрастая на речных отложениях, и ведет себя так же, как и растущие в этих местообитаниях тополь, чосения и некоторые виды ив, как типичное пойменное дерево, подчиняясь всем закономерностям формирования пойменного субстрата. Диссеминация амурского бархата происходит на только что отложенном рекою крупногалечном русловом аллювии, покрытом тонким слоем пойменного аллювия, состоящим из мелкого илистого материала.

В дальнейшем быстрые вначале темпы преобразования пойменного субстрата постепенно становятся замедленными, а затем, через некоторый период времени, еще более медленными. Появившаяся над водой прирусловая отмель, состоящая из руслового аллювия, с каждым паводком нарастает, покрывается новыми порциями пойменного аллювия, превращается в нижнюю пойму, затем в среднюю и, наконец, в верхнюю пойму. В условиях этого процесса и в соответствии с его темпами формируются насаждения пробкового дерева. В случае слишком медленных или, наоборот, чересчур быстрых темпов формирования пойменного субстрата попавшие на такие участки поймы семена бархата либо вовсе не прорастают, либо дают поколение, которое не достигает полного развития и рано отмирает. Сочетание именно таких неблагоприятных для бархата условий имеет место на определенных отрезках поймы выше впадения крупных притоков в главную реку или, иначе говоря, за пределами северной границы пробкового дерева.

В ряде случаев возникшие насаждения амурского бархата не завершают полного цикла развития и исчезают на той или иной стадии их формирования. Это объясняется тем, что подчиняясь закономерностям гидрологического режима, река в процессе вечного передвижения по поперечному профилю поймы на протяжении определенного цикла перемыва пойменного материала то создает новые острова, на которых поселяется бархат, то размывает находящиеся на том или ином этапе преобразования старые острова, вместе с которыми уничтожаются насаждения пробкового дерева, проходящие ту или иную стадию развития.

Отсутствие деревьев бархата в пойме Зеи, выше впадения в нее Селемджи, также объясняется различиями в гидрологическом режиме обеих рек и в связи с этим разными условиями преобразования пойменного субстрата выше места их слияния. Пойменные острова Зеи, находясь под воздействием быстрого перемыва, проходят этапы преобразования настолько быстро и размываются водным потоком так скоро, что если бы сюда попали семена бархата, то они не могли бы закрепиться на месте, прорасти и дать полноценное поколение. В то же время формирование субстрата в пойме Селемджи как выше, так и ниже впадения ее в главную реку проходит в течение периода, длительность и темпы которого совпадают с динамикой развития бархата на всех стадиях онтогенеза деревьев.

В центральных районах ареала бархат обладает широкой амплитудой приспособляемости к разным эдафическим условиям. Поэтому в этих местах он встречается и в поймах крупных рек, и заходит в долины мелких таежных речек, и заселяет влажные тенистые распадки, по которым протекают горные ключи, и расселяется по соседним склонам и даже кое-где выходит на низкие водоразделы и невысокие плато гор. По направлению к северу возможности для расселения пробкового дерева постепенно ограничиваются, амплитуда приспособления бархата все более и более сокращается и на северных пределах становится наиболее узкой, включающей только пойменные местообитания, к тому же приуроченные лишь к определенным местам речного потока.

Следует все же подчеркнуть, что амплитуда потребностей пробкового дерева к эдафическим условиям поймы в свою очередь имеет относительно широкие пределы. Это обеспечивает возможность произрастания бархата на сравнительно длинном отрезке поймы, в отдельных частях которого темпы преобразования и особенности развития субстрата не выходят за пределы потребностей, нужных для существования пробкового дерева.

К востоку от долины р. Буреи северная граница бархата, как указывалось выше, впервые выходит на террасы, переходит на склоны, пересекает низкие водоразделы и снова спускается в пойму соседней реки, уходя все далее и далее на восток. Почти во всех случаях бархат, растущий вблизи северного рубежа на внепойменных местообитаниях, обнаруживает слабое развитие, формируя, как правило, невысокие, чахлые, резко угнетенные деревца. Описывая такое редкоствольное насаждение пробкового дерева, встреченное на склоне долины р. Буреи, В. Б. Сочава (1934 : 202) указывает, что «. . . почти все виденные деревца были явно отмирающими».

Встреченные нами на склонах долины р. Буреи и подвергнутые анализу деревья бархата насчитывали в среднем 40 лет, имели 3—5 м высоты и 5—10 см толщины у основания ствола. Прирост по диаметру на протяжении первых 5—12 лет отличался сравнительно высокими темпами, в последующие годы он резко снизился и к моменту наблюдения достигал наименьшей величины. Несмотря на июль месяц — период интенсивного образования плодов, более 30 осмотренных нами экземпляров бархата не имели каких-либо признаков плодоношения. Почти такие же, угнетенные деревца бархата со слабо развитой кроной встречались нам и на других внепойменных местообитаниях иных отрезков северного рубежа пробкового дерева. Следовательно, все эти растения, выросшие близ северной границы ареала за пределами поймы, развились из семян, созревших на пойменных деревьях и занесенных птицами или другими агентами на прилегающие склоны долины. По-видимому, темпы преобразования субстрата на этих местообитаниях в какой-то степени соответствуют лишь начальным стадиям онтогенеза бархата и становятся неподходящими для его последующих взрослых стадий развития.

Продолжая анализ северной границы пробкового дерева, нужно особо подчеркнуть, что обозначение ее на карте путем проведения прямых линий между крайними точками распространения представителей вида, как это иногда делается некоторыми авторами по отношению к другим растениям, по нашему мнению, нельзя признать правильным. В этих случаях не принимаются во внимание междуречные пространства, бóльшая часть площади которых вовсе лишена представителей пробкового дерева.

Северную границу бархата следует обозначать несколькими прерывистыми линиями, протягивающимися от сплошного ареала к северу и уходящими в этом направлении вверх по поймам речных долин. Чем дальше к северу или чем выше в горы, тем отчетливее становится прерывистость границы на ее отдельных отрезках. Наконец в определенных пунктах эти линии обрываются, свидетельствуя этим, что выше данного пункта эдафические условия для развития бархата настолько неподходящи, что, несмотря на, казалось бы, одинаковые климатические показатели, деревья бархата здесь уже не могут расти.

Спускаясь по долинам рек, отдельные ответвления ареала бархата выходят к предгорьям горных систем, превращаются в полосы, которые все более расширяются и еще ниже, на равнинах, соединяются друг с другом, образуя сплошной ареал. Обширные лесные насаждения с участием бархата покрывают бассейн Среднего Амура, захватывают верхнюю часть Нижнего Амура и, все более расширяясь к югу, охватывают бóльшую часть бассейна Уссури, западные предгорья Сихотэ-Алиня, Приханкайскую низменность и, выходя за пределы Дальнего Востока, продолжаются на территории Северного Китая и Северной Кореи.

Ареал амурского бархата по своей форме относится к бахромчато-древовидному типу, по происхождению — к реликтовому типу, возникшему в связи с сокращением ареала древнейшего третичного растения, по динамике — к регрессивному, постепенно отступающему к югу.

Заканчивая на этом рассмотрение северной границы ареала пробкового дерева, подчеркиваем основные выводы:

1. Решающим экологическим фактором формирования северного рубежа ареала амурского бархата являются постоянно изменяющиеся эдафические условия или иначе говоря — динамика субстрата.

2. Основным моментом этого процесса нужно принять сопряженную эволюцию бархата, растущего близ северной своей границы, и пойменного субстрата, находящегося под деревьями, нарушение этой сопряженности обнаруживается за крайними северными пределами распространения особей вида.

Литература

Бархат амурский. (1952). Сб. Дальневост. н.-и. инст. лесн. хоз. — Будищев А. Ф. (1867). Описание лесов части Приморской области. Зап. Спб. отд. РГО, IX—X. — Доктуровский В. С. (1909). Растительность Тырминско-Буреинского района и Амурской области вообще. Тр. Почв.-Бот. эксп. по исслед. колонизации районов Азиатск. России, II, Бот. иссл., 3. — Короткий М. Ф. (1912). Очерк растительности Зейско-Буреинского района Амурской области. Бот. иссл. 1910 г., 16. — Максимович К. И. (1862). Амурский край. Зап. импер. акад. наук, приложение к II т. — Нечаев А. П. (1941). Амурское бархатное дерево. Вест. знан., 2. — Нечаев А. П. (1949). Растительность верхней части долины р. Хор. Сб.: Вопросы географ. Дальн. Вост., 1. — Нечаев А. П. (1959). Бархат амурский на р. Селемдже. Уч. зап. Хабаровск. гос. пед. инст., IV. — Нечаев А. П. (1960). Растительность средней части Северного Сихотэ-Алиня. Сб.: Вопросы географ. Дальн. Вост., IV. — Сочава В. Б. (1934). Растительный покров Буреинского хребта к северу от Дульникайского перевала. Амгунь-Селемдж. эксп. АН СССР, 1, Буреинский отряд, 2. — Строгий А. А. (1928—1929). Амурское бархатное или пробковое дерево, его природа, свойства и хозяйственное значение. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 21. — Шмидт Ф. Б. (1874). Амгуно-Буреинская флора. Тр. Спб. эксп. импер. РГО, бот. часть, II. — Якимов Ю. К. (1934). Соперница алжирской пробки — кора бархатного дерева.

г. Хабаровск.

(Получено 9 III 1961).

А. Г. Юсуфов

О СПОСОБНОСТИ СТЕБЛЕВЫХ И ЛИСТОВЫХ ЧЕРЕНКОВ К КОРНЕОБРАЗОВАНИЮ

С 1 рисунком

Литературные данные о способности стеблевых и листовых черенков к корнеобразованию довольно многочисленны. Несмотря на это, остается неизученным вопрос: в одинаковой ли мере способны к корнеобразованию стеблевые и листовые черенки одних и тех же растений.

Опубликованные сводные данные по укоренению стеблевых и листовых черенков одних и тех же растений (Hagemann, 1932; Вехов и Ильин, 1934; Комиссаров, 1946; Турецкая, 1949) нельзя сопоставлять друг с другом по способности к корнеобразованию, поскольку черенки в опытах разных исследователей культивировались не в одинаковых условиях и не одинакова была их укореняемость. Прямые же данные по обсуждаемому вопросу ограничиваются отдельными наблюдениями (Нестеренко, 1934; Евтушенко, 1947; Шутов, 1949), и поэтому сделать какой-либо общий вывод относительно связи между способностью к корнеобразованию у стеблевых и у листовых черенков одних и тех же растений невозможно.

Между тем сравнительное изучение растений по их способности к корнеобразованию при черенковании стеблевыми и листовыми черенками представляет большой интерес для суждения о наследственно обусловленной возможности растений к черенкованию и для выяснения связи между различными способами вегетативного размножения. Исследования в этом направлении могут дать интересный материал и по вопросу о степени индивидуальности отдельных органов.

В данной работе приводятся результаты опытов по изучению способности к корнеобразованию у стеблевых и листовых черенков ряда растений. В качестве черенков использовались однолетние побеги и листья, взятые с них. Черенки укоренялись в одинаковых условиях. Опыты проводились в 1957 и 1960 гг. Основная часть опытов была проведена на базе махачкалинского горзеленхоза.

В табл. 1 представлены данные по растениям, различающимся по способности к корнеобразованию у их стеблевых и листовых черенков. Приведенные данные показывают, что листья от растений, способных легко размножаться стеблевыми черенками, отличаются лучшей способностью к корнеобразованию, чем листья от растений с менее выраженной способностью к укоренению стеблевых черенков (исключение

составляет портулак). Наоборот, способность к корнеобразованию слабо выражена или практически не выражена у листовых черенков тех растений, которые вообще плохо размножаются стеблевыми черенками.

ТАБЛИЦА 1

Способность к корнеобразованию стеблевых и листовых черенков разных растений

Растения	Черенки							
	стеблевые				листовые			
	количество в опыте	укоренившися к первому учету: на который день	укоренившися к первому учету: в %	всего укоренившихся (в %)	количество в опыте	укоренившися к первому учету: на который день	укоренившися к первому учету: в %	всего укоренившихся (в %)
Alternanthera amoena Vass.	28	7	100	100	52	7	86.5	86.5
Hibiscus rosa-chinensis L.	34	30	14.7	—	73	30	35.6	—
Cannabis sativa L.	9	14	55.6	55.6	20	14	24.0	24.0
Acer negundo L.	13	22	15.4	15.4	28	22	17.9	17.9
Saponaria officinalis L.	13	10	14.6	69.2	63	10	90.1	95.3
Gnaphalium lanatum Hort.	54	30	14.8	14.8	56	30	14.3	14.3
Nerium oleander L.	36	30	27.8	27.8	60	30	3.3	3.3
Portulaca oleracea L.	30	7	100	100	60	7	5.0	—
Rosa multiflora Thunb.	23	30	16.7	16.7	14	30	0.0	0.0
Tradescantia viridis Hort.	17	7	64.7	92.1	24	7	0.0	54.2
Chrysanthemum indicum L.	61	16	14.7	93.4	137	16	82.5	99.3
Phlox paniculata L.	13	27	46.2	61.2	24	27	7.1	75.0
Fuchsia sp.	7	24	52.2	100	28	14	7.1	64.3

Для выяснения характера этой связи представляло интерес изучение изменения регенерационной способности листьев после корнеобразования стеблевых черенков. Поэтому были поставлены специальные опыты по схеме (см. рисунок): с черенкуемых побегов (*II*) одновременно срезалась часть листьев так, чтобы один лист из каждой пары листьев (*1* и *4*) высаживался на укоренение вместе со стеблевыми черенками, а оставшиеся вторые листья (*2* и *3*) черенковали после корнеобразования стеблевых черенков. Вместе с черенкованием оставшихся вторых листьев проводилось и повторное укоренение стеблевых черенков после корнеобразования. При повторном укоренении стеблевые черенки срезались над первым (*III*, *а*) и вторым (*III*, *б*) междоузлием от места образования корней. Объектами служили хризантема и мыльнянка.

Из табл. 2 видно, что при первом укоренении корнеобразование у листовых черенков хризантемы идет более быстрыми темпами, чем у стеблевых черенков. Однако картина резко меняется при повторном укоренении тех же стеблей (табл. 3).

ТАБЛИЦА 2

Корнеобразование стеблевых и листовых черенков хризантемы от обычных растений

Черенки	Количество черенков в опыте	Процент укоренившихся черенков от общего их числа на день учета			
		16-й день	19-й день	26-й день	32-й день
Стеблевые	61	14.7	41.0	80.3	93.4
Листовые	137	82.5	93.4	99.3	99.3

При повторном укоренении наблюдается значительное ускорение корнеобразования и повышение укореняемости у стеблевых черенков хризантемы, независимо от того, на каком расстоянии от места первого корнеобразования был произведен срез верхушки для укоренения (ср. табл. 2 и 3). Оставшаяся часть укорененных стеблей после удаления верхушки для повторного укоренения вскоре дает рост за счет про-

ТАБЛИЦА 3

Корнеобразование стеблевых и листовых черенков хризантемы, взятых от прежде укорененных стеблей

Черенки и их происхождение	Количество черенков в опыте	Процент укоренившихся черенков на день учета		
		7-й день	14-й день	21-й день
Стеблевые от прежде укорененных стеблей, взяты над первым междоузлием	30	40.0	76.6	83.3
Стеблевые от прежде укорененных стеблей, взяты над вторым междоузлием	27	22.2	55.6	66.6
Листовые от прежде укорененных стеблей	92	0.0	22.9	28.3

буждения пазушных почек. Наилучший прирост побегов наблюдается в том случае, если удаление верхушки было произведено над вторым междоузлием от места прикрепления корней у исходных стеблевых черенков и при оставлении на декапитированных черенках хотя бы одного листа. Растения, развившиеся из пазушных почек оставшейся нижней части стеблевых черенков отставали в развитии на 10—15 дней от растений из обычных стеблевых черенков. Таким образом, повторное укоренение стеблевых черенков является эффективным приемом для ускорения корнеобразования и повышения коэффициента размножаемости хризантемы. Ускорение корнеобразования и повышение укореняемости отмечено нами и при повторном укоренении листовых черенков (Юсуфов, 1958).

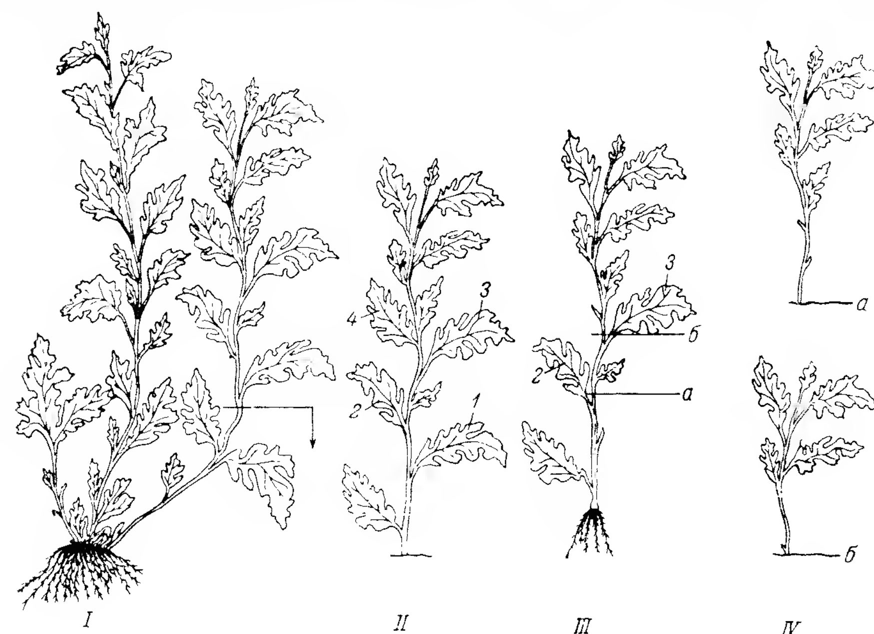


Схема получения стеблевых и листовых черенков.

Объяснение в тексте.

Листья же, взятые от прежде укорененных стеблевых черенков, образуют корни значительно хуже, по сравнению с листьями от обычных растений хризантемы (ср. табл. 2 и 3), что в известной мере является результатом их старения и обеднения питательными веществами в ходе предшествующего корнеобразования материнских стеблевых черенков. Поэтому из данных табл. 3 нельзя еще сделать определенные выводы о зависимости корнеобразования листьев от укоренения стеблевых черенков.

Для выяснения последнего вопроса были поставлены опыты на листьях, взятых от стеблей, черенкованных одновременно, но укоренившихся за различные сроки после

их посадки. Листья от стеблевых черенков, укоренившихся за различные сроки, черенковались одновременно. Результаты опытов показали, что срок образования корней у стеблевых черенков и продолжительность жизни листа на укоренившемся черенке оказывают положительное влияние на корнеобразование листьев хризантемы и мыльнянки (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Корнеобразование листовых черенков, взятых от прежде укорененных стеблей

Объекты и сроки до корнеобразования стеблевых черенков (в днях)	Количество дней от корнеобразования стеблей до черенкования листьев	Листовые черенки			
		общее количество в опыте	процент укоренившихся растений на день учета		
			7-й день	14-й день	21-й день
Хризантема					
13—16	16—19	19	0.0	31.6	42.1
23—26	6—9	27	0.0	25.9	25.9
29—32	1—3	34	0.0	11.8	17.6
Мыльнянка					
25—34	1—9	23	13.0	—	—
Черенки без корней на 34-й день	0	19	0·0	—	—

Неодинаковую способность к корнеобразованию у листьев, полученных от стеблевых черенков, укоренившихся за различный период после посадки, можно объяснить как влиянием корневой системы стебля на обменные процессы листьев, так и проявлением исторически сложившейся связи между способностью к корнеобразованию стеблевых и листовых черенков. В последнем случае речь может идти только об отборе листьев по степени укореняемости материнских стеблевых черенков. Здесь,безусловно, играют роль оба эти фактора. Физиологическую природу влияния корневой системы стеблевых черенков на регенерационную способность их листьев можно понять, исходя из данных ряда авторов о специфической роли корневой системы для роста надземных органов (Mothes, 1953; Курсанов, 1954, 1955; Mothes u. Engelbrecht, 1956).

Итак, результаты опытов показывают, что различные растения обладают неодинаковой способностью к черенкованию листьями и стеблями. Способность листьев к корнеобразованию у изученных нами растений находится в связи со способностью размножаться стеблевыми черенками. Филогенетические причины возникновения связи между способностью корнеобразования стеблевых и листовых черенков, а также механизм ее проявления в онтогенезе остаются неясными. Можно лишь предположить, что способность к корнеобразованию у разных органов исторически обусловлена одинаковыми факторами и является одним из проявлений общей способности растения к регенерации.

Литература

Вехов Н. К. и М. П. Ильин. (1934). Вегетативное размножение древесных растений летними черенками. — Евтушенко Г. А. (1947). Способность к вегетативному размножению у диких и культурных форм *Nicotiana* L. Тр. Биолог. инст. Киргизск. фил. АН СССР, 1. — Комисаров Д. А. (1946). Применение ростовых веществ для повышения укореняемости черенков древесных и кустарниковых растений. — Курсанов А. Л. (1955). О физиологической роли воздушных корней у фикуса. Физиол. раст., 2, 3. — Курсанов А. Л., О. Ф. Туева и А. Г. Верещагин. (1954). Углеводно-фосфорный обмен и синтез аминокислот в корнях тыквы (*Cucurbita pepo*). Физиол. раст., I, 1. — Нестеренко П. А. (1934). Камфорный базилик (*Ocimum canum* Sims.). Бюлл. Гос. никитск. бот. сада, 11. — Турецкая Р. Х. (1949). Приемы ускоренного размножения растений путем черенкования. — Шутов П. А. (1949). Листовое размножение декоративных растений. Тр. Азерб. н.-и. инст. многолетних насаждений, I. — Юсуфов А. Г. (1958). О повторном использовании укорененных листьев для получения нового потомства. ДАН Азерб. ССР, XIV, 12. — Hagemann A. (1932). Untersuchungen an Blattstecklingen. Gartenbauwissenschaft, 6. — Mothes K. (1953). Über Wurzel-Sproß-Beziehungen. Kulturpflanze, 1. — Mothes K. u. L. Engelbrecht. (1956). Über den Stickstoffumsatz in Blattstecklingen. Flora, 143, 3.

(Получено 7 XII 1960).

Дагестанский
научно-исследовательский
институт сельского хозяйства,
г. Махачкала.

А. В. Судаков

ТРАНСПИРАЦИЯ И ТРАНСПИРАЦИОННЫЙ РАСХОД НАСАЖДЕНИЙ СОСНЫ НА НИЖНЕДНЕПРОВСКИХ ПЕСКАХ

С 2 рисунками

Нижнеднепровские пески, занимающие вместе с межаренными участками более 200 тыс. га, расположены в южной части степной зоны. Засушливый климат и неблагоприятные воднофизические свойства песка создают большие трудности при их освоении. Среднегодовое количество осадков составляет 330 мм, а испаряемость 844 мм (Иванов, 1948); северо-восточные и юго-западные ветры, достигающие 20—30 м/сек, наносят большой ущерб.

Лесоразведением с целью укрепления летучих Нижнеднепровских песков начали заниматься еще в середине прошлого века. Однако до последнего десятилетия не было достигнуто сколько-нибудь удовлетворительных результатов. Посадки лесных культур погибали в первые же годы жизни. У лесоводов появляются сомнения в лесопригодности Нижнеднепровских песков. Так, известный лесовод И. А. Борткевич после многочисленных неудач приходит к следующему выводу: «Окончательно пришлось убедиться, — пишет он, — что без искусственного увеличения влаги о лесоразведении на наших песках надо забыть» (1911 : 49). Уделявший большое внимание Нижнеднепровским аренам Г. Н. Высоцкий (1927) также сомневался в возможности сплошного облесения бугристых песков. В настоящее время А. Г. Гаель (1957) еще придерживается мнения о непригодности маловлагоемких бугристых песков степной зоны для массивного лесоразведения.

Обоснованием указанных взглядов служит недостаток влаги, обусловленный сухостью климата и низкой влагоемкостью песков. «Однако следует подчеркнуть тот факт, — замечает П. С. Погребняк (1954), — что никто из сторонников гипотезы о недостатке влаги для облесения песков не дал расчета количества осадков и расхода влаги для питания лесонасаждений».

Большая роль в обосновании и осуществлении идеи массивного лесоразведения на Нижнеднепровских песках принадлежит П. С. Погребняку (1951, 1954). Предложенные им гнездовые посадки сосны показали высокую приживаемость и хороший рост. Впервые с 1951 г. на песках Нижнего Днепра стали появляться сотни и тысячи га насаждений сосны. В последние годы (1956—1959) на Нижнеднепровских песках с большим успехом применяется рядовой метод посадки сосны по глубокому рыхлению (Бюллетень УкрНИИЛХА, № 5, 1958). Этот метод обеспечивает высокую приживаемость и хороший рост культур сосны, а также широкое применение механизации.

Таким образом, к настоящему времени важнейшая проблема приживаемости сосновых культур на Нижнеднепровских песках может считаться решенной,если не считать сыпучих песков. Заложены тысячи га культур сосны. Однако еще нет полной уверенности в долговечности насаждений. Нет также и вполне обоснованных мероприятий по уходу за культурами сосны. В связи с этим важно знать условия водопотребления и водообеспеченность насаждений, тем более, что данных по водному режиму для Нижнеднепровских песков почти нет, если не считать работу И. Б. Ревута, Н. Г. Захарова и Л. С. Доценко (1957). В ней приведены данные по суммарному расходу влаги насаждениями сосны крымской, посадки 1934 г., в сравнительно благоприятном по осадкам 1954 г. Мы продолжили и расширили эти исследования в засушливом 1958 г. в той же Казаче-Лагерской арене, на участке «Раденск» в различных насаждениях сосны, характеристика которых приведена в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Показатели роста сосны в насаждениях в 1958 г.

Насаждения, способ посадки и местонахождение	Год посадки	Фактически на 1 га		Высота сосен (в см)	Диаметр сосен на высоте 10 см (в см)	Годичный прирост в высоту (в см)	Запасы сырой массы хвои (в т/га)
		гнезд	сосен				
Сосна обыкновенная гнездовая в котловине	1951	1600	6400	340	7.3	80	21.45
Сосна обыкновенная гнездовая на бугре	1951	400	2400	223	5.2	33	1.73
Сосна крымская рядовая на бугре . .	1934	—	13000	190	6.5	11	10.20
Сосна крымская рядовая на бугре . .	1934	—	6000	270	7.0	21	—

Рядовые культуры сосны крымской (*Pinus pallasiana* Lamb.) с первоначальной густотой 14 и 7 тыс. на 1 га, а в период наших наблюдений соответственно 13 и 6 тыс. на 1 га, были сомкнуты.

Травянистая растительность под покровом сосны отсутствовала. В культурах наблюдался припопушечный эффект: периферийные деревья были в 1.5—2 раза выше, чем внутри насаждений. Корневая система сосны размещалась в трехметровой толще песка. Грунтовая вода находилась на губине 4—5 м и существенного влияния на водный режим насаждений не оказывала.

Гнездовые культуры сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.), с густотой стояния 400 гнезд на 1 га (5 × 5 м), размещались на пологом склоне бугра с уровнем грунтовых вод ниже 5 м, на слабозаросших песках (ракитниково-пырейная стадия зарастания; Гордиенко, 1959). Травостой состоял из пырея пушистоцветкового (*Agropyrum dasyanthum* Ldb.), ракитника днепровского (*Cytisus borysthenicus* Gruner), козлобородника днепровского (*Tragopogon borysthenicus*). Корневая система сосны вблизи гнезда (0.5—1 м) размещалась в слое 1.4 м, с максимальным количеством корней в верхнем полуметре; при удалении от центра гнезда количество корней резко уменьшалось и в центре междурядья (2.5 м от гнезда) их было в 10 раз меньше, чем на расстоянии 0.5—1 м.

В котловине расстояние между гнездами было равно 2.5 м; после смыкания крон, в 1957 г. произведено прореживание (внутри гнезд оставлено в среднем по 4 дерева). Под покровом находились ива розмаринолистная (*Salix rosmarinifolia* L.), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* L.), тростник (*Phragmites communis* L.) и некоторые другие растения. Грунтовая вода в котловине залегала на глубине 1—1.4 м и была доступна растениям.

Почвенный покров на буграх отсутствовал; в котловине была луговая песчаная почва с погребенным гумусовым горизонтом. Хорошо отсортированные мелкозернистые кварцевые пески имели более 95% частиц размером 0.5—0.25 мм, частиц меньше 0.01 мм — 1—2%. Влажность завядания песка была равна 0.5%, полевая влагоемкость 3.8%, а водопроницаемость 10 мм/мин. При столь незначительной влагоемкости песков и их высокой водопроницаемости и без того небольшое количество атмосферных осадков частично идет на питание грунтовых вод.

Почти полное отсутствие глинистых и коллоидных частиц, хорошая аэрация и непериодическое промывание верхних слоев создают неблагоприятные условия для накопления питательных веществ в песках. Однако в течение всего вегетационного периода явных признаков недостатка зольной и азотной пищи в насаждениях сосны не отмечалось.

Водопотребление насаждений изучалось путем измерения интенсивности транспирации сосны и контролировалось методом водного баланса. Транспирация определялась параллельно на трех площадках по методу Л. А. Иванова (1950). Измерения производились в 7-кратной повторности через каждые 2 часа, 4—6 дней в месяц. Побеги срезались в средней части кроны как с солнечной, так и с теневой стороны. Основываясь на указаниях А. И. Челядиновой (1941) о том, что запасы хвои в течение вегетационного периода не претерпевают существенных изменений, мы определили количество зеленой массы хвои один раз, в августе месяце. Для этого с 5 модельных деревьев хвоя полностью обрывалась и взвешивалась. При расчете водопотребления сосны количество транспирационных часов принималось равным: в мае 434, в июне 420, в июле 372, в августе 310 и в сентябре (с 1 по 26) 234. Параллельно транспирационный расход определялся и контролировался методом водного баланса.

Долгое время считалось, что интенсивность транспирации зависит главным образом от атмосферных условий: температуры и сухости воздуха, солнечной радиации, скорости ветра. В последнее время работами Н. П. Красулина (1939), А. И. Ахромейко (1950), Н. А. Хлебниковой и М. И. Макаровой (1951), Л. А. Иванова и др. (1953), Л. Н. Загуровской (1955), Ю. Л. Цельникер (1957) и других исследователей показано, что при недостаточном увлажнении атмосферные условия перестают играть решающую роль. Расход растениями влаги зависит прежде всего от ее количества в почве.

На Нижнеднепровских песках насаждения сосны находятся большую часть вегетационного периода в условиях недостатка влаги, что и обусловливает интенсивность транспирации. Из рис. 1 видно, что в дневном ходе транспирации во всех насаждениях в мае наблюдается прямая зависимость от атмосферных условий. Наиболее интенсивная транспирация отмечается в полуденные часы, в период высокой солнечной радиации, высоких температур и сухости воздуха. По мере расходования почвенной влаги транспирация сосны на буграх резко снижается, причем в рядовых культурах падение транспирации бывает более резкое, чем в гнездовых. Наиболее интенсивная транспирация летом, в условиях недостатка влаги, наблюдается в предполуденные и утренние часы. Выпавшие в первых числах сентября обильные осадки снова резко повысили водопотребление сосны (рис. 1), несмотря на снижение температуры воздуха. В гнездовых культурах на бугре, где корневая система расположена в основном в верхнем метровом слое, промоченном осадками, транспирация в это время близка к максимальной, полученной для сосны, растущей в котловине. В рядовых культурах бо́льшая часть корней сосредоточена во втором и третьем метре песчаной толщи, куда осадки

не проникали; транспирация здесь оказалась ниже, чем в других насаждениях. Расход влаги осадков в насаждениях происходил с неодинаковой скоростью, так как масса хвои в гнездовых посадках была в 6 раз меньше, чем в рядовых. Поэтому гнездовые культуры, несмотря на конкуренцию со стороны травянистой растительности, более длительное время находились в лучших условиях влагообеспеченности.

В оптимальных условиях грунтового увлажнения — в культурах сосны, созданных в котловине с грунтовыми водами на глубине 1—1.4 м, — транспирация наиболее высокая и прямо следует за атмосферными условиями в течение всего вегетационного периода. Выпавшие в начале сентября осадки не вызвали заметного повышения интенсивности транспирации сосны.

Зависимость транспирации от влажности почвы хорошо прослеживается в течение всего вегетационного периода. Из параллельного хода кривых (рис. 2) видно, что

Рис. 1. Дневной ход температуры воздуха (*А*), относительной влажности воздуха (*Б*) и величины транспирации (*В*) за отдельные дни наблюдений.

● — сосна гнездовая в котловине; × — сосна гнездовая на бугре; ○ — сосна рядовая с густотой стояния 13 тыс./га.

влажность песка в корнеобитаемом слое и транспирация сосны в насаждениях с глубокими грунтовыми водами в одинаковой мере уменьшаются от весны к осени.

Интенсивность транспирации и количество транспирирующей массы определяют транспирационный расход насаждений (табл. 2).

Исключительно большой расход воды на транспирацию сосны наблюдался в котловине. Обилие тепла и влаги обеспечивают высокое водопотребление насаждения (863 мм). Эти данные подтверждают выводы А. М. Алпатьева (1952) о количественном приближении суммарного испарения в условиях оптимальной влагообеспеченности к испаряемости. По данным Н. Н. Иванова (1948), испаряемость в районе Херсона за май—сентябрь составляет 655 мм. Среди песков испаряемость значительно выше.

Гнездовые культуры на бугре имели небольшое количество посадочных мест, незначительные запасы хвои и, следовательно, небольшой расход влаги на транспирацию с отведенной для гнезда площади. Здесь много атмосферной влаги пошло на грунтовый сток и на транспирацию травянистой растительности, размещенной между гнездами.

Рядовые культуры сосны крымской, густотой 13 тыс. на 1 га, почти полностью использовали запасы влаги в трехметровом слое, а также бо́льшую часть осадков, выпавших в период вегетации. При этом даже в засушливое лето насаждение транспирировало около 220 мм влаги. Более редкое насаждение сосны крымской (6 тыс. на 1 га), по данным водного баланса, израсходовало на транспирацию около 180 мм влаги, т. е. значительно меньше. Однако годичный прирост в редких культурах почти вдвое был

ТАБЛИЦА 2

Интенсивность транспирации сосны и транспирационный расход насаждений

Насаждения	Среднемесячная интенсивность транспирации (в мг/г в 1 час) по месяцам					Транспирационный расход (в мм) по месяцам					Транспирационный расход (в мм) за период
	V	VI	VII	VIII	IX	V	VI	VII	VIII	IX	V—IX
Сосна обыкновенная гнездовая в котловине	225	227	246	244	189	210	200	196	162	95	863
Сосна обыкновенная гнездовая на бугре	205	160	180	143	190	15	12	12	8	9	56
Сосна крымская рядовая на бугре, густотой 13 тыс./га	167	126	87	73	153	74	54	33	23	36	220

выше, чем в загущенных (см. таблицу). Следовательно, густотой посадки или своевременным прореживанием густых насаждений можно регулировать условия влагообеспеченности, повышая тем самым продуктивность насаждений.

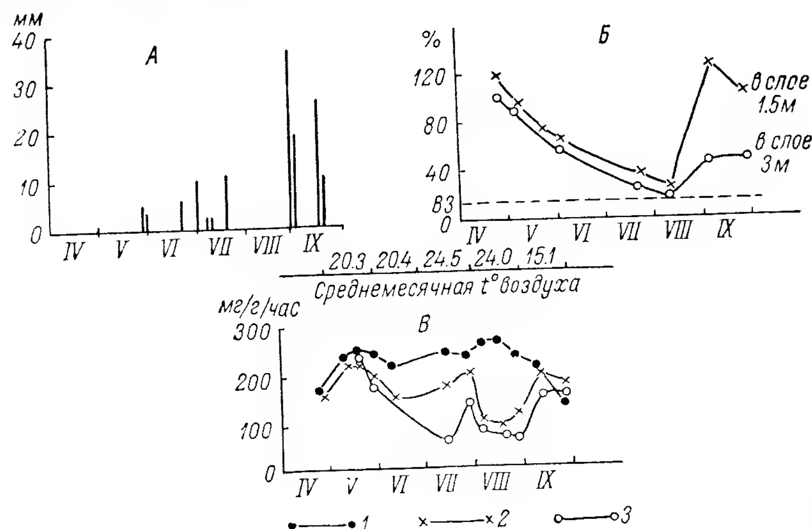


Рис. 2. Количество осадков (*А*), запасы почвенной влаги в корнеобитаемом слое в процентах от полевой влагоемкости (*Б*) и сезонный ход средней дневной транспирации (*В*).

1 — сосна гнездовая в котловине; *2* — сосна гнездовая на бугре; *3* — сосна рядовая с густотой стояния 13 тыс./га.

Таким образом, приведенные данные по транспирационному расходу насаждений сосны показывают высокую степень использования влаги атмосферных осадков 25-летними культурами сосны крымской на маловлагоемких Нижнеднепровских песках.

Выводы

Интенсивность транспирации сосны на бугристых Нижнеднепровских песках зависит в первую очередь от влажности почв. В котловине с доступными грунтовыми водами величина транспирации определяется в основном атмосферными условиями.

Данные по интенсивности транспирации и приросту сосны крымской в рядовых культурах с густотой 13 тыс. деревьев на 1 га свидетельствуют о недостаточной водообеспеченности растений в загущенных посадках. Более редкие культуры (4—5 тыс. на 1 га) или своевременное прореживание густых насаждений улучшило бы их водный режим и повысило бы продуктивность.

Гнездовые культуры на бугре имеют пониженную интенсивность транспирации и нормальный прирост в высоту. Однако растения в гнезде уже угнетают друг друга, имеют плохое охвоение, однобокую крону. Прореживание внутри гнезд (оставляются 2—3 растения, наименее конкурирующие между собой) улучшило бы их рост.

400 гнезд на 1 га в восьмилетнем возрасте не обеспечивает достаточного использования отведенных для гнезда объемов песка. Увеличение количества гнезд до 800 на 1 га ускорит смыкание культур, будет способствовать освоению бо́льших объемов песка корневой системой сосны, повысит использование атмосферных осадков.

В условиях Нижнеднепровья насаждения сосны на бугристых песках с глубокими грунтовыми водами способны использовать на транспирацию даже в засушливый год около 220 мм влаги. Это говорит о возможности массивного лесоразведения на низковлагоемких песках степной зоны

Литература

Алпатьев А. М. (1952). Испаряемость как приближенный показатель потребности сельскохозяйственных культур в воде. Метеоролог. и гидролог., 5. — Ахромейко А. И. (1950). Физиологическое обоснование разведения сосны в степях. В сб.: Бузулукский бор, 3. — Борткевич И. А. (1911). Пески, борьба с ними, как главной причиной засух в южно-русских степях. — Высоцкий Г. Н. (1927). Наши южные арены и проект их культуры. Сельскохозяйств. оп. дело, 1 (9). — Гаель А. Г. (1957). Влагоемкость и ее значение в облесении и освоении песков. Вопросы закрепления и облесения песков. — Гордиенко И. И. (1959). Растительные сукцессии на Олешских песках. Бот. журн., 9. — Загуровская Л. Н. и Ю. Л. Цельникер. (1955). Влияние полива на состояние древесных пород. Физиолог. раст., 2, 4. — Иванов Н. Н. (1948). Ландшафтно-климатические зоны земного шара. Зап. Всесоюзн. геогр. общ., нов. сер., 1. — Иванов Л. А., А. А. Силина и Ю. Л. Цельникер. (1950). О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях. Бот. журн., 2. — Иванов Л. А., А. А. Силина и Ю. Л. Цельникер. (1953). О транспирации полезащитных полос в условиях Деркульской степи. Бот. журн., 2. — Красулин Н. И. (1939). Опыт определения транспирации сосны и березы. Тр. ВНИИЛХ, 8. — Погребняк П. С. (1951). Гнездовой способ академика Т. Д. Лысенко для создания полезащитных полос и облесения песков и оврагов на Украине. Сб. по обмену опытом в лесном хозяйстве, I. — Погребняк П. С. (1954). Об итогах и текущих задачах работ по освоению Нижнеднепровских песков. ВНИТОЛЕС, Укр. респ. отд. Сб. 1—2. — Ревут И. Б., Н. Г. Захаров, Л. С. Доценко. (1957). Водный режим в подвижных песках при их лесоводческом освоении. В сб.: Вопр. агрономической физики. — Бюллетень н.-технич. инф. Укр. НИИЛХА, 5. (1958). Харьков. — Хлебникова Н. А. и М. И. Маркова. (1951). Водный режим древесных пород в Прикаспийской низменности. Тр. инст. леса АН СССР, 27. — Цельникер Ю. Л. (1957). Влияние влажности обыкновенного чернозема на транспирацию древесных пород. Почвовед., 5. — Челядинова А. И. (1941). Количество и характер развития хвои в сосновых насаждениях. Тр. ВНИИЛХ, 21.

Ленинград.

(Получено 7 V 1960).

С. А. Петров

СОСНА ОСТРОВНЫХ БОРОВ СЕВЕРНОГО КАЗАХСТАНА

Островные сосновые боры Северного Казахстана произрастают в пределах Казахской складчатой страны в Карагандинской, Акмолинской и Кокчетавской областях Казахской ССР.

Своеобразие островных боров Северного Казахстана в условиях безлесных степей, специфика экологических условий их произрастания давно уже обратили на себя внимание ученых (Литвинов, 1905 г.; Криштофович, 1915 г.; Сукачев, 1948; Грибанов, 1956, и др.), исследования которых проливают некоторый свет на происхождение этих лесов.

Островные сосновые боры в пределах Северного Казахстана произрастают на голых скалах, тяжелых глинах, сфагновых болотах, щебнистой дресве, однако типичными местообитаниями их в настоящее время следует считать скелетные почвы шлейфов

гранитных сопок, сложенных из продуктов выветривания кристаллических горных пород.

Жесткие лесорастительные условия района Казахского мелкосопочника (засушливость климата и резко континентальный характер его, изобилие инсоляции, бедность каменистых почв, сильные ветры, близость засушливых пустынь и т. п.) несомненно должны были наложить и наложили определенный отпечаток на морфологический облик и биологические свойства произрастающих здесь древесно-кустарниковых пород, в частности сосны *Pinus silvestris* L. Эти биолого-экологические изменения местной сосны настолько ярко выражены, что есть все основания считать ее особым экотипом сосны обыкновенной. Ряд морфологических и биологических особенностей местной сосны (толстокорость, полнодревесность, поверхностный характер корневой системы) отмечал В. Н. Сукачев (1948), что позволило ему сделать вывод о возможности выделения ее в особый экотип. Местному экотипу сосны В. Н. Сукачев дал название степной сосны (*P. silvestris* L. ssp. *stepposa*). В дальнейшем подобную же мысль высказал А. А. Шахов (1952). Исследователь сибирских лесов Г. В. Крылов (1957) считает целесообразным рассматривать сосну из степных боров Казахского мелкосопочника в качестве подвида и дает ей название казахской сосны (*P. silvestris* L. ssp. *kasachstanica*).

Таким образом, в литературе сложилось совершенно определенное мнение о необходимости выделения сосны островных нагорных боров Северного Казахстана в отдельный экотип. Однако до сих пор сколько-нибудь подробная морфологическая и биологическая характеристика местной сосны в литературе отсутствует. Наша попытка в этом отношении является первой. При этом мы использовали некоторые данные, уже имеющиеся в литературе, а также свои исследования.

Морфологические особенности. Прежде всего обращает на себя внимание низкорослость местного экотипа сосны. В межсопочных понижениях максимальная высота стволов в возрасте 100—120 лет не превышала 25 м. В то же время полнодревесность стволов довольно высокая, что подтверждается исследованиями Т. П. Малькова (1931 г.): средний коэфициент формы q_2-0.680 с колебаниями от 0.707 до 0.659. Наши исследования сбега стволов на 274 модельных деревьях в разных типах леса показывают, что коэффициент формы стволов у местной сосны колеблется в более широких пределах — от 0.53 до 0.90, равняясь в среднем 0.673 ± 0.110.

Как показал А. Д. Старков (1960), шкала бонитетов проф. Орлова не приемлема для бонитирования сосновых насаждений островных боров, так как высота толстомерных стволов всех бонитетов меньше табличных высот.

Далее, обращает на себя внимание толщина коры, которая достигает значительных размеров (по сравнению, например, с сосной, произрастающей в Белоруссии или Швеции). Так, на долю коры у местной сосны падает до 20% от общего объема ствола. Большая толщина коры способствует выживанию сосны в условиях частых пожаров в островных борах, толстая кора лучше предохраняет камбиальный слой от ожога.

Старая кора имеет различные оттенки окраски — от светло-серого до темно-бурого цвета. В этом отношении совершенно четко выделяются две экологические формы: сосна пристепных боров, имеющая в молодом возрасте кору ярко-оранжевого цвета, а в старом — темно-бурого; произрастает на пристепных участках с черноземовидными почвами и по межсопочным понижениям и отличается более мощным ростом и развитием; и сосна нагорных боров, имеющая в молодом возрасте кору оранжевого цвета с фиолетовым оттенком, в старом возрасте — светло-серого цвета; произрастает на дресвяных почвах склонов гранитных сопок.

Крона местной сосны сильно сжатая, вследствие чего полог леса имеет обычно пониженную сомкнутость.

Хвоя в поперечном разрезе плоско-выпуклая, длиной от 2 до 8 см, шириной 1—3 мм, жесткая, темно-зеленая, иногда с желтоватым оттенком и сизоватым налетом, функционирует в течение 5—7 лет. Л. Ф. Правдин (1958) считает, что долговечность хвои следует рассматривать как экологическую особенность местной сосны.

Корневая система поверхностная, стержневой корень не развивается, а основная масса корней располагается на глубине до 50 см, что обусловливает ветровальность местной сосны. Горизонтальные корни образуют как бы два яруса, один из которых расположен в гумусовом горизонте, а второй (нижний) развивается на гранитной подстели, подстилающей почву. А. П. Юновидов (1950) рассматривает данную особенность в строении корневой системы как приспособление, позволяющее успешно произрастать в засушливых условиях. В. Н. Сукачев (1948) объясняет развитие корневой системы местной сосны в поверхностных горизонтах почвы ее низкими весенними и раннелетними температурами.

Зрелые шишки до 6 см длиной, от желтовато-серого до темно-бурого цвета, часто с плоским основанием и хорошо развитым апофизом, держатся на побегах до 8—10 лет, обычно же 2—3 года. Молодые шишечки красноватые или светло-зеленые, до 0.7 см длиной, сидят на длинной (до 1.5 см) ножке, располагаются на вершинах молодых побегов по 1—3 (часто по 4—6) штук.

Мужские цветки собраны в колоски от зеленого до карминно-красного цвета, расположены у основания молодых побегов. Семена самых различных оттенков, преобладают темные тона. Вес 1000 шт. семян значительно колеблется по годам, в среднем составляет 7.18 г. Всхожесть семян довольно высокая, 85—92%.

Биологические особенности. Прежде всего, необходимо сказать о повышенной засухоустойчивости сосны островных боров. В. П. Лохов (1954) приводит следующие диагностические признаки засухоустойчивых сосен: продолжительная жизнедеятельность хвои, развитие боковых почек в нижней части всходов (у корневой шейки), присутствие на некоторых одиночных 40—50-летних соснах стелющихся по земле живых побегов первых мутовок, наличие «живого» ветровала сосны. У местного экотипа сосны эти признаки выражены довольно резко, что ставит его по степени засухоустойчивости в один ряд с такой засухоустойчивой географической формой сосны обыкновенной, как кулундинская сосна (*Pinus silvestris* L. ssp. *kulundensis*).

Фенологические наблюдения над ростом и развитием местной сосны позволяют вскрыть следующие особенности роста: период роста сосны в Северном Казахстане в высоту значительно короче, чем у сосны в европейской части СССР, например, почти в два раза короче, чем у сосны, произрастающей под Москвой. Начало роста здесь приходится на первую декаду мая, конец на середину июня. Сравнительно часто наблюдается вторичный рост побегов в высоту. Максимальный прирост в высоту наблюдается в возрасте 30—40 лет, в то время как в европейской части СССР он наступает в 40—50 лет (Тюрин, 1945 г.).

Из других биологических особенностей местного экотипа сосны необходимо отметить ее повышенную жизнестойкость и склонность к прививкам в естественных условиях. О жизнестойкости местной сосны говорит наличие довольно часто встречающегося в островных борах «живого» ветровала, когда вершины поваленных ветром деревьев вследствие отрицательного геотропизма образуют изгиб и в течение долгих лет продолжают расти вверх. Удаление у молодых сосенок верхушечной почки не ведет к их гибели, а вызывает развитие побегов из спящих почек. Порослевая способность местной сосны сохраняется до 5—7 лет.

Наличие растущих пней, количество которых, по данным А. П. Юновидова (1950) на единице площади может достигать 15—20%, наличие сросшихся стволов и ветвей говорит о склонности местной сосны к срастанию особей. В результате образуется своеобразная биогруппа, имеющая единую корневую систему.

Особенности плодоношения. Сосна обыкновенная является растением однодомным. В насаждениях женские цветки обычно приурочены к верхней (наиболее освещенной) части кроны деревьев, мужские — к нижней. Исследователи (Гальперн, 1949; Правдин, 1950, и др.) различают у сосны мужские ветви, образующие только мужские колоски, и женские ветви, образующие постоянно только женские цветки. Г. Д. Гальперн (1949) допускает возможность «перерождения» женских ветвей в мужские, преимущественно в нижней и в северной, т. е. в наиболее затененных частях кроны.

Наши исследования над плодоношением местного экотипа сосны не подтвердили выводов о наличии половой дифференциации ветвей у сосны. Нам приходилось на массовом материале наблюдать «перерождение» как мужских ветвей в женские, так и, наоборот, при соответствующем изменении условий освещения. Простой опыт с удалением ветвей в средней части кроны свободно стоящего дерева приводил к тому, что нижние мужские ветви на 2—3-й год стали давать женские цветки. Мы склонны утверждать, что любая ветвь у сосны способна в потенции образовать как мужские колоски, так и женские шишечки, в зависимости от того комплекса внешних условий, в которых происходит закладка генеративных органов. К аналогичному выводу для островных боров степного Зауралья в свое время пришла и З. И. Трофимова (1953), которая считает, что пол отдельных ветвей сосны обыкновенной — признак непостоянный и в значительной мере зависящий от внешних условий среды. Е. Г. Минина (1949) также указывает на лабильность пола у сосны в зависимости от обстоятельств.

В то же время необходимо отметить ясно выраженную тенденцию местного экотипа сосны к двудомности. Двудомные особи в островных борах Северного Казахстана имеют значительное распространение (15—25%). На наш взгляд, половой диморфизм у местной сосны является ценным биологическим признаком, направленным на усиление жизнеспособности потомства, так как он обеспечивает возможность ксеногамного опыления.

Начало плодоношения отмечено у местной сосны в условиях свободного стояния деревьев с 5—7 лет, в насаждении — с 20—25 лет. Семенные годы повторяются через каждые 5—6 лет.

Формовая изменчивость. Полиморфизм местного экотипа сосны обыкновенной подчиняется общевидовой закономерности морфологической изменчивости, что указывает на имевшую место генетическую связь сосны островных боров с сосной из других частей ареала. В островных борах Северного Казахстана мы выделяем следующие формы сосны (Петров, 1960):

1. По форме кроны: узкокронная (f. *columnaris*), пирамидальная (f. *pyramidalis*) и ширококронная (f. *prostrata*).

2. По цвету зрелых шишек: форма с шишками серого цвета и форма с шишками темно-бурого цвета.

3. По строению шишки: f. *plana*, f. *gibba*, f. *reflexa*.

4. По цвету молодых пыльниковых колосков: форма с колосками зеленого (в зрелом состоянии — желтого) цвета и форма с колосками карминно-красного цвета (f. *erythantera*).

5. По цвету семян: черносемянная (var *melanosperma*), буросемянная (var. *phoeosperma*), бледносемянная (var. *leucosperma*) и пятнистосемянная (var. *baliosperma*).

6. По строению коры: чешуекорая и пластинчатокорая.

Таковы некоторые данные по морфологии и биологии сосны островных боров Северного Казахстана.

Литература

Гальперин Г. Д. (1949). О лесной сосне. Природа, 5. — Грибанов Л. Н. (1956). Некоторые вопросы биологии возобновления сосны и хозяйства в степных борах Казахстана. Тр. инст. водн. и лесн. хозяйства, 1. Алма-Ата. — Крылов Г. В. (1957). Природа Западной Сибири и направление использования и улучшения лесных богатств. Тр. по лесн. хозяйству Зап. Сиб. — Лохов В. П. (1954). О засухоустойчивости сосны в ленточных борах Алтайского края. Лесн. хоз., 1. — Минина Е. Г. (1949). О физиологической природе сексуализации растений. Докл. АН СССР, XIV, 3. — Петров С. А. (1960). Формы сосны обыкновенной островных боров Казахского мелкосопочника. Сб. докл.: Лесоводы Казахстана к сорокалетию республики. Алма-Ата. — Правдин Л. Ф. (1950). Половой диморфизм сосны обыкновенной. Тр. Инст. леса АН СССР, III. — Правдин Л. Ф. (1958). Сосна ленточных боров Западной Сибири. Тр. Инст. леса АН СССР, XXXVII. —. Сукачев В. Н. (1948). Очерк лесной растительности заповедника «Боровое». Тр. гос. заповедн. «Боровое», 1. — Трофимова З. И. (1953). Определение урожайности сосны биологическим методом. Лесн. хоз., 1. — Шахов А. А. (1952). О типах развития растений в процессе исторического приспособления к засушливым условиям. Сб.: Растение и среда. — Юновидов А. П. (1950). К биологии сосны обыкновенной. Лесн. хоз., 5.

Казахский научно-исследовательский институт лесного хозяйства, Бармашино, Кокчетавской области Целинного края.

(Получено 11 I 1961).

В. И. Прокаев и Б. П. Колесников

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ НЕКОТОРЫХ ПОРОД И СМЕШАННЫХ ЛЕСОВ С ИХ УЧАСТИЕМ НА ЮГЕ СРЕДНЕГО УРАЛА

В последней опубликованной работе о распространении широколиственных пород на Среднем Урале К. К. Полуяхтовым (1959) указано, что крайними восточными пунктами произрастания клена остролистного (*Acer platanoides* L.) на юге Среднего Урала являются Нижне-Сергинский Завод и ст. Арасланово. На карте, которая приложена к названной работе, одиночные местонахождения клена показаны еще западнее: примерно на меридиане пос. Михайловский Завод. Про ильм (*Ulmus scabra* Mill.) утверждается, что в горной части Среднего Урала он не встречается, а на карте его северо-восточная граница проведена западнее пос. Бисерть и г. Н. Серги, далее примерно через пос. Михайловский Завод и южнее его по р. Уфе к западу от г. Нязепетровска.

Во время полевых исследований осенью 1959 г. и весной и осенью 1960 г.[1] мы убедились, что указанные Полуяхтовым восточные границы распространения клена и ильма в южной части Среднего Урала не отвечают действительности и должны быть значительно отодвинуты к востоку.

При пересечении Бардымского хребта на широте ст. Михайловский Завод клен и ильм встречались не только в подлеске, но местами и во втором ярусе смешанных широколиственно-темнохвойных и особенно вторичных широколиственно-березово-осиновых лесов. Ареал рассматриваемых пород был прослежен на восток до верховьев р. Граматухи — притока Серги, т. е. почти до водораздельной части Бардымского хребта. На параллели ст. Арасланово ильм и клен были найдены на г. Сломь, т. е. на самом водоразделе. Северо-восточнее указанной станции, на г. Березовой на высоте 400—500 м над уровнем моря был встречен участок темнохвойно-широколиственного леса, в котором ильм и клен иногда выходят даже в первый ярус.

[1] В полевых исследованиях, организованных Комиссией по охране природы Уральского филиала АН СССР с целью научного обоснования возможности организации комплексного заповедника на Среднем Урале, кроме авторов настоящего сообщения, в 1959 г. принимали участие А. М. Оленев и В. М. Васильев, а в 1960 г. Е. М. Фильрозе, Г. Е. Комин и М. Ф. Михайлова.

Указанные породы достигают здесь 10—15 м высоты и 20—30 см в диаметре на высоте груди. Один экземпляр клена на вершине горы имел диаметр 44 см. Неоднократно встречались клен и ильм и южнее, при пересечении хребта на параллели разъездов Сказ и Табуска, северо-западнее г. Нязепетровска. В верховьях р. Табуска, в папоротниково-широкотравном широколиственно-темнохвойном лесу (с липой), расположенном на юго-западном склоне с уклоном в 10—12°, клен и ильм формировали вместе с рябиной, черемухой и серой ольхой, неясно выраженный 3-й ярус высотой 4—6 м. Отдельные экземпляры ильма достигали здесь 7—8 м высоты при диаметре на высоте груди до 15—20 см. Клен имел меньшие размеры, и лишь изредка встречались его стволики до 6 м высоты при диаметре 10—15 см. Таких же размеров обе породы достигали в соседнем липово-березово-осиновом средневозрастном насаждении со вторым ярусом из ели и пихты, возникшем на пройденной огнем вырубке примерно 30-летней давности. По-видимому, на некоторых местообитаниях (см. ниже) рассматриваемые древесные породы распространены по всему западному склону Бардымского хребта. Однако на восточном склоне последнего клена уже нет.

Эти наши наблюдения подтверждаются показаниями ряда старожилов из числа лесничих и работников лесной охраны Нижне-Сергинского и Нязепетровского леспромхозов. Правда, мы встретили отдельные экземпляры клена в подлеске спелых и перестойных южнотаежных пихтово-еловых лесов с липой непосредственно к северо-западу от г. Нязепетровска, уже за Бардымским хребтом. Однако в этой части хребет значительно понижен, сужен и, по-существу, выклинивается, полого спускаясь к широтному отрезку долины р. Уфы.

Таким образом, клен остролистный, наиболее требовательный к теплу и влажности воздуха из рассматриваемых широколиственных пород, в общем не переходит к востоку водораздельной части Бардымского хребта. Это объясняется тем, что к востоку от хребта заметно ослаблено смягчающее воздействие на климат воздушных масс атлантического происхождения, короче вегетационный период, более часты поздние весенние и ранние осенние заморозки, резче выражены колебания относительной влажности воздуха в течение вегетационного периода.

Ильм же, как оказалось, распространен значительно восточнее клена. Нами найдены не только отдельные его экземпляры в подлеске горных темнохвойных лесов, но и небольшие участки смешанных лесов с липой и ильмом в древостое на увалах северо-восточнее д. Николаевки и на островных горах Устиг и Старушечья у д. Кенчурки в верховьях р. Нязи, т. е. на 30—40 км восточнее границы, проведенной Полуяхтовым. На склоне юго-восточной экспозиции г. Устиг в поясе более или менее крутых уклонов (6—9°), в 50—100 м ниже вершины горы были встречены отдельные экземпляры ильма до 15 м высотой и диаметром до 30 см на высоте груди; еще больше здесь ильма в подлеске.

Ильм обнаружен и на восточном склоне Шунутского хребта (Коноваловского увала) в истоках речки Малый Ик, левого притока в верховьях р. Ревды, на высоте около 450—500 м над ур. м. Здесь, на некрутых участках склона, он достигает размеров крупного дерева и вместе с липой входит во второй и местами в первый ярус влажных широколиственно-темнохвойных лесов с покровом из широкотравья. В травяном покрове этих лесов обращало на себя внимание обилие лука-черемши (*Allium victorialis* L.) и по более сухим участкам — ясменника душистого (*Asperula odorata* L.), а в подлеске — черемухи и серой ольхи.

По-видимому, в таких влажных, местами даже с переувлажненной почвой, липово-пихтовых лесах (однако не обязательно с черемшой в травяном покрове) складываются оптимальные условия для роста ильма на восточной границе его распространения. По крайней мере во время экскурсии 1960 г. на расположенном западнее Сабарском увале, на платообразном междуречье правых притоков Уфы — рек Б. Югуш, Яманча и Еманзелга (вдоль проселочной дороги пос. Усть-Югуш—д. Сосновый Бор) высокоствольные ильмы (высота 16 м, диаметр до 45 см) встречались только в таких лесах; их древостой вполне можно было определить как ильмово-липово-темнохвойный. Менее же крупные одиночные экземпляры ильма наблюдались и в других типах широколиственно-темнохвойных лесов из неморально-кисличного и кисличио-неморального циклов (по Порфирьеву, 1959, 1960, например в бассейне р. Крутобережки, притока р. Демид).

По расспросным данным, ильм встречается и восточнее Шунутского хребта и островных гор у д. Кенчурки. Так, вблизи лесопункта Омутная, на г. Осиновой (Уфалейский хребет) имеется небольшой (меньше 0.5 га) участок с более или менее высокоствольным и почти чистым ильмовым древостоем. В 1956 г. здесь было собрано лесхозом около 5 кг ильмовых семян. Есть сведения, что отдельный экземпляр ильма был найден еще восточнее — на г. Липовой, расположенной на левобережье р. Полуденной Чусовой уже в пределах Причусовской депрессии, непосредственно прилегающей с востока к Уфалейскому хребту.

Таким образом, восточная граница распространения ильма в южной части Среднего Урала проходит вблизи восточной границы его горной полосы, в системе возвышенностей Уфалейского хребта. В восточных предгорьях Среднего Урала ильма уже нет.

В горной полосе южной части Среднего Урала липа и ильм, а на западных склонах Бардымского хребта и клен, как упоминалось, входят в состав смешанных широколиственно-елово-пихтовых или производных от них широколиственно-березово-осиновых лесов, имеющих во 2-м, а часто и в 1-м ярусе древостоя липу (*Tilia cordata* Mill.). Липа в этой части Среднего Урала местами входит также в состав 2-го и иногда 1-го яруса сосновых лесов, образуя липово-сосновые леса II бонитета со злаково-широкотравным покровом на легких плодородных свежих почвах типа серых лесных или буроземовидных. Такие насаждения встречались нам на склонах коренного берега Уфы вблизи пос. Арти и на южной оконечности Бардымского хребта к северо-западу от г. Нязепетровска.

В липово-сосновых лесах ильм и клен нам не встречались, а в широколиственно-пихтово-еловых они располагаются обычно во 2-м ярусе. Участие широколиственных пород велико также в подросте и в подлеске; в травяном покрове много неморального широкотравья вплоть до сныти (*Aegopodium podagraria* L.) и наперстянки (*Digitalis grandiflora* Mill.). Почвенный покров представлен дерново-слабоподзолистыми, серыми лесными или очень своеобразными неоподзоленными буроземовидными почвами.

У крупных экземпляров ильма и особенно клена местами наблюдается слабое развитие кроны и усыхание отдельных ветвей. Это — следы поздних весенних заморозков, которые, по-видимому, и являются главным фактором, ограничивающим распространение широколиственных пород в горах Среднего Урала. Поэтому широколиственно-хвойные леса встречаются, как правило, в средних и средне-верхних частях склонов гор. Здесь имеются благоприятные условия для стока холодного воздуха, позднее наступают осенние и раньше кончаются весенние заморозки. В нижних, наиболее морозоопасных частях горных склонов, и в отрицательных формах рельефа клена и ильма в горной полосе Среднего Урала нам встречать не приходилось; даже липа растет здесь редко и то главным образом лишь на западных склонах Бардымского хребта.[1]

Указанная закономерность в размещении смешанных широколиственно-хвойных лесов по рельефу прослеживается и в высоких западных предгорьях южной части Среднего Урала. При этом к западу и юго-западу роль смешанных лесов в сложении ландшафта возрастает, увеличивается и их типологическое разнообразие (Порфирьев, 1959).

В общем можно считать, что в обследованной нами части Среднего Урала широколиственно-хвойные леса преобладают на предгорном Сабарском увале и на западных склонах самого западного хребта горной полосы — Бардымского. Восточнее, под воздействием высотных, в особенности же долготных изменений в климате, широколиственно-хвойные леса заменяются горными аналогами южной тайги. Среди нее широколиственно-хвойные леса встречаются редко и небольшими островками, причем в них заметно снижено участие широколиственных пород, представленных почти одной липой, и их травянистых спутников.[2] За Уфалейским же хребтом, где доминируют смешанные березово-сосновые леса, липа уже очень редко (главным образом в лесах по берегам крупных озер, например по западному берегу оз. Иткуль) участвует в составе древостоя и встречается преимущественно в подлеске или, много реже, в 3-м ярусе (вместе с черемухой, рябиной, серой ольхой) на наиболее богатых и влажных почвах вблизи озер, болот и долин рек. Наконец, восточнее 61° в. д., за пределами бассейнов рек Сысерти и Багаряка и в зауральской части Западно-Сибирской низменности, липа и в подлеске становится большой редкостью, сохраняясь в одиночных островных местонахождениях.

Таким образом, в бассейнах рек Уфы, Чусовой и Исети на широте южной части Среднего Урала восточные границы распространения широколиственных пород: дуба черешчатого,[3] клена, ильма и липы как бы фиксируют последовательность снижения

[1] Правда, мы встречали ильм по долинам мелких речек в верховьях Еманзелги и М. Югуша в западных предгорьях Среднего Урала — на Сабарском увале. Однако здесь слабо врезанные долинки с пологими склонами еще не могут быть значительными аккумуляторами масс холодного воздуха. Кроме того, на Сабарском увале, несколько защищенном от континентальных влияний Сибири и вторжения холодных арктических масс воздуха горной полосой Среднего Урала и, наоборот, открытом для смягчающего воздействия воздушных масс атлантического происхождения, морозоопасность вообще заметно меньше. Все же и здесь, в самых нижних частях склонов долинок, ильма нет или его очень мало. По мере вреза долин они становятся все более значительными аккумуляторами холодных масс воздуха, и ильм и даже липа поднимаются все выше над их днищами.

[2] На восточных склонах Бардымского хребта широколиственно-темнохвойные леса с липой встречаются еще довольно часто, но не повсеместно; наблюдается групповое расположение липы.

[3] По данным ряда авторов (Норин, 1954; Полуяхтов, 1954; Зубарев, 1958, и др.), совпадающим с нашими наблюдениями, распространение дуба на восток ограничено левым берегом р. Уфы у подножья южной части Бардымского хребта (Тюльгашская и Шемахинская дубравы). Примерно здесь же проходит в рассматриваемом районе и

к востоку роли смешанных широколиственно-хвойных лесов в сложении лесного ландшафта. Границы первых двух пород примерно соответствуют восточной границе преобладания широколиственно-хвойных лесов в горах и на высоких предгорьях, граница ильма — восточной границе отдельных участков таких лесов среди горной южной тайги Среднего Урала и, наконец, граница липы — восточной границе отдельных местонахождений неморальных элементов флоры в Зауралье и на Западно-Сибирской низменности. Распространяя на территорию Урала соображения В. Б. Сочавы (1944, 1951) о совпадении геоботанических рубежей с границами распространения воздушных масс определенного характера, высказанные им на примере Дальневосточной муссонной физико-географической области, можно считать, что границы распространения названных древесных пород являются одновременно и климатическими границами. Вероятно, на этих рубежах происходят существенные изменения в характере воздушных масс атлантического происхождения при их подходе к возвышенностям горной полосы южной части Среднего Урала и при переходе через нее. Эти изменения, по-видимому, заметно отражаются на термическом режиме и особенно на режиме увлажнения (осадки, относительная влажность воздуха) земной поверхности.

Литература

Зубарев В. М. (1958). Дуб черешчатый на северных пределах его распространения. Сообщ. Инст. леса АН СССР, 9. — Норин Б. Н. (1954). Некоторые данные о произрастании дуба в Западном Предуралье. Бот. журн., 3. — Полуяхтов К. К. (1954). Биологические особенности дуба летнего на восточной границе его распространения. Тр. Инст. леса АН СССР, XVII. — Полуяхтов К. К. (1959). Вяз в Зауралье и восточные границы некоторых широколиственных пород на Среднем Урале. Уч. зап. Смоленск. педагогич. инст., VIII. — Порфирьев В. С. (1959). Хвойно-широколиственные леса Волжско-Камского края и Предуралья и вопросы их классификации. Сб.: Материалы по классификации растительности Урала. Уральский филиал АН СССР. — Порфирьев В. С. (1960). О применении понятий серии и цикла при изучении хвойно-широколиственных лесов. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 3. — Сочава В. Б. (1944). Динамика воздушных масс и распределение растительности. Природа, 1. — Сочава В. Б. (1951). Географические связи растительного покрова на территории СССР. Уч. зап. Ленингр. гос. педагог. инст. им. А. И. Герцена, 73.

Свердловский педагогический институт и Комиссия по охране природы Уральского филиала АН СССР.

(Получено 14 X 1960).

Т. Д. Колесникова

О ДВУХ НОВЫХ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЯХ ДЛЯ ТРЕТИЧНОЙ ФЛОРЫ ЮЖНОГО УРАЛА

С 1 таблицей рисунков

Взятый для палеокарпологического анализа образец породы третичного возраста был отобран нами в одной из скважин Ворошиловского буроугольного месторождения Башкирской АССР из отложений, представленных серыми алевритистыми глинами и относимых В. Л. Яхимович (1958) к нижней угленосной свите верхнего олигоцена. Среди обнаруженных в нем видов растений, уже указывавшихся нами ранее (Колесникова, 1960) для третичных буроугольных отложений Башкирии, таких, как *Sequoia langsdorfii* (Brongn.) Heer, *Glyptostrobus europaeus* (Brongn.) Heer, *Epipremnum cristatum* Nikit., встретились также остатки семян, принадлежащие еще не известному в ископаемом состоянии на территории СССР роду *Distylium* из сем. *Hamamelidaceae*, и фрагмент шишки ископаемого вида сосны *Pinus thomasiana* (Goepp.) E. Reich., известного в настоящее время лишь из третичных отложений Западной Европы и Западной Сибири. Последние находки представляют большой интерес и заслуживают более подробного рассмотрения. Кроме того, в исследовавшемся образце, впервые для Южного Урала, обнаружены остатки семян *Liriodendron geminata* Kirchh. (см. таблицу, *6*), известного по палеокарпологическим данным только из нижнеплиоценовых отложений Западной Европы и олигоцена Западной Сибири; один эндокарп рода

восточная граница распространения вяза (*Ulmus laevis* Pall.) (Полуяхтов, 1958). Вяз встречается главным образом в долинах рек и на водоразделы, по-видимому, не выходит.

Ilex (*4*), а также створки коробочек, принадлежащие представителю сем. *Ericaceae* (*5*).

1. *Distylium uralensis* Kolesn. sp. nova (*1*).

Semen ambitu obovatum, convexum, longitudinaliter in duas partes symmetricas fissile, 7 mm lg. et 3 мм lt., apice subito et breviter acutatum, ad basin sensim angustatum; hilum laterale magnum ovale; tunica seminis nigra, lucida, lignosa.

Семя обратнояйцевидное в очертании, выпуклое, распадающееся на две симметричные половинки, 7×3 мм, на верхушке внезапно и коротко заостренное, постепенно суженное к основанию, сбоку которого находится крупный овальный рубчик. Оболочка черная, блестящая, деревянистая.

Тип — половинки семян из скв. 962 Ворошиловского буроугольного месторождения БАССР, хранящиеся в палеокарпологической коллекции БИНа.

Отдельные находки представителей семейства *Hamamelidaceae* в виде листовых отпечатков известны уже с верхнего мела, но наиболее многочисленны они в отложениях третичного возраста, в которых отмечаются представители таких родов, как *Liquidambar*, *Parrotia*, *Fothergilla*. Принадлежащие к этим родам виды встречаются как в евразиатских, так и в североамериканских ископаемых флорах. Однако определение многих родов этого семейства по листовым отпечаткам не всегда является вполне достоверным, так как форма и жилкование листьев принадлежащих к ним видов часто очень сходны с таковыми же у многих цветковых растений из других родов и семейств. Поэтому в некоторых отношениях более достоверным является определение ископаемых представителей этого семейства по остаткам их плодов и семян. Находки последних еще сравнительно малочисленны и происходят, в основном, из плиоценовых отложений Западной Европы (Reid, 1915; Mädler, 1939; Kirchheimer, 1934), Польши (Szafer, 1947) и Японии (Miki, 1937, 1941), откуда известны роды: *Bucklandia*, *Corylopsis*, *Distylium*, *Fothergilla*, *Hamamelis*, *Liquidambar* и *Parrotia*.

При сравнении найденных нами остатков семян с семенами уже известных в ископаемом состоянии родов сем. *Hamamelidaceae* оказалось, что они обнаруживают большое сходство с семенами рода *Distylium* Sieb. et Zucc., к которому мы их и относим, описывая новый ископаемый вид *D. uralensis* Kolesn.

В ископаемом состоянии род *Distylium* известен только из плиоценовых отложений Японии, откуда Мики по ископаемым остаткам семян указывается современный вид — *D. racemosum* Sieb. et Zucc. (Miki, 1937, fig. 4N). Однако изображения семян, приводимые Мики, заметно отличаются по форме от наших. Они либо овальные в очертании либо постепенно суженные к верхушке, в то время как ископаемые остатки нашей коллекции, напротив, имеют расширенную верхнюю часть и постепенно сужены к основанию. Из других близких родов сем. *Hamamelidaceae*, известных в ископаемом состоянии, найденные нами остатки семян могут быть сравниваемы с семенами *Fothergilla europaea* Szaf., которые, в отличие от наших семян, имеют веретеновидную форму, так что верхушка семени никогда не бывает закругленной, у основания они двузубчатые и их рубчик имеет медиальное расположение, в то время как у рода *Distylium* рубчик всегда расположен сбоку основания. При сравнении ископаемых остатков семян с семенами современных представителей рода *Distylium* обнаружилось наибольшее сходство их с семенами *D. myricoides* Hemsl. (*2*).

В настоящее время род *Distylium* представлен крупными вечнозелеными деревьями и кустарниками с ланцетными или эллиптическими цельнокрайними кожистыми листьями, распространенными в субтропических районах восточной и юго-восточной Азии. Современный вид *D. myricoides* Hemsl., с семенами которого мы сравниваем найденные нами ископаемые остатки, распространен в субтропических районах юго-восточного Китая, где он встречается в лесах, по долинам рек и в ущельях. Это крупный, вечнозеленый кустарник или дерево с эллиптическими или обратнояйцевидными, часто неясно зубчатыми у верхушки листьями (5—10 см дл. и 2—4 см шир.) на черешках 5—10 мм дл. Поскольку этот вид, как и все другие виды рода *Distylium*, является вечнозеленым растением, можно предполагать, что и наш ископаемый аналог также был вечнозеленым. По всей вероятности, этот вид, как и известные ранее (Криштофович, 1938) в третичной флоре нижней угленосной свиты Южноуральского буроугольного бассейна вечнозеленые виды *Myrsine doryphora* Ung. и *Quercus neriifolia* A. Braun, является сохранившимся вплоть до верхнего олигоцена остатком вечнозеленой полтавской флоры, исчезнувшей, в основном, к этому времени вследствие отступления теплых морей с их внутриконтинентальными заливами.

2. *Pinus thomasiana* (Goepp.) Rech. (*3*).

1854. *Pinites thomasianus* Goepp in: Berendt, Die in Bernstein befindlichen organischen Reste der Vorwelt, p. 92, t. 111, fig. 12—21.

1919. *Pinus thomasiana* E. Reichenbach in: Kräusel, Die Pflanzen des schles. Tertiärs, p. 115, t. 10, fig. 29, 30.

Найденный нами фрагмент шишки сосны имеет толстые деревянистые чешуи со щитками ромбической формы немного вытянутыми в поперечном направлении, с округлым верхним краем, с хорошо выраженной выпуклостью посередине, в центре которой находится ромбовидный, сильно выступающий пупок. Все это говорит о его большом сходстве с шишками ископаемого вида *Pinus thomasiana* (Goepp.) Reich., описываемыми Геером (Heer, 1869, t. I, fig. 1—18) из олигоценовых песков п-ва Зам-



1 — *Distylium uralensis* Kolesn. sp. nova, половинка ископаемого семени (*а* — снаружи, *б* — с внутренней стороны). Увел. 8; *2* — *D. myricoides* Hemsl., половинки современных семян (*а* — снаружи, *б* — с внутренней стороны). Увел. 7.5; *3* — *Pinus thomasiana* (Goepp.) Reich., фрагмент шишки. Увел. 1.5; *4* — *Ilex* sp., эндокарп. Увел. 8.5; *5* — *Ericaceae* gen., створки коробочек. Увел. 7; *6* — *Liriodendron geminata* Kirchh., семена. Увел. 9.

ланд на побережье Балтийского моря и найденными за последнее время в буроугольных отложениях этого же района (Буданцев и Свешникова, 1959, табл. I, фиг. 2—5, 7—9; табл. II, фиг. 2—10; табл. III, фиг. 4—11). Наш фрагмент вполне сходен также с ископаемыми шишками, описываемыми под этим же названием М. Г. Горбуновым из олигоценовых отложений Западной Сибири (Горбунов, 1958, табл. I, фиг. 5; табл. II, фиг. 4—6; табл. III, фиг. 8).

Большинство ископаемых находок этого вида сосны известно в настоящее время из третичных отложений Западной Европы (от нижнего олигоцена до плиоцена включительно). Наше местонахождение связывает европейские местонахождения с открытыми в недавнее время М. Г. Горбуновым сибирскими и свидетельствует о том, что третичный ареал этого вида не ограничивался Западной Европой, а простирался гораздо дальше на восток, достигая Южного Урала и Западной Сибири, где эта сосна, повидимому, обитала в прибрежных районах древнего третичного моря и его глубоких внутриконтинентальных заливов в условиях субтропического климата, близкого к климату современного Средиземноморья.

Современными аналогами ископаемой *Pinus thomasiana* (Goepp.) Reich. являются некоторые средиземноморские виды секции *Eupitys* Spach: *P. nigra* Arn., *P. laricio* Poir. и *P. pallasiana* Lamb. Наиболее близким по ареалу является последний из этих видов, образующий леса в нижнем горном поясе Крыма, некоторых районов Зап. Закавказья, Малой Азии, восточной части Балканского п-ва и на островах Крите и Кипре.

Литература

Буданцев Л. Ю. и И. Н. Свешникова. (1959). Третичная флора Калининградского полуострова (*Pinaceae*). Бот журн., 8. — Горбунов М. Г. (1958). Третичные сосны Западной Сибири. Бот. журн., 3. — Колесникова Т. Д. (1960). Третичные растения из буроугольных отложений Башкирии. Бот. журн., 1. — Криштофович А. Н. (1938). Миоценовая флора Украины и ее связь через Урал с третичной флорой Азии. Сб. памяти акад. А. Б. Фомина. — Яхимович В. Л. (1958). Кайнозой Башкирского Предуралья. 1, 2. — Heer O. (1869). Miocene baltische Flora. — Kirchheimer F. (1943). Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit. — Mädler K. (1939). Die pliozäne Flora von Frankfurt am Main. Abh. d. Senckenberg. Naturf. Gesell. — Miki S. (1937). Plant fossilis from the Stegodon Beds and the Elephas Beds near Akashi. Jap. Journ. of Botany, 8. — Miki S. (1941). On the change of flora in Ecastern Asia since Tertiary Period (I). Jap. Journ. of Botany, 11. — Reid C. a. E. M. (1915). The Pliocene floras of the Dutch-Prussian border. Mededeel. von Rijksosporing van Delfstoffen, 6. — Szafer W. (1947). Flora plioceńska z Krościenka n-Dunajcem, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 27 X 1961).

Т. С. Щербина

ГОЛОВНЕВЫЕ ГРИБЫ КАРЕЛЬСКОГО ПЕРЕШЕЙКА

В процессе изучения флоры головневых грибов Карельского перешейка [1] нами были исследованы образцы, хранящиеся в микологическом гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР; они были собраны В. Н. Бондарцевой-Монтеверде, М. С. Ворониным, С. С. Ганешиным, В. Г. Траншелем и другими. Большая часть этих сборов была сделана Траншелем, однако до сих пор они не были опубликованы.

Среди микологов Траншель известен как автор труда «Обзор ржавчинных грибов СССР», явившегося в результате почти пятидесятилетнего изучения им ржавчинных грибов Советского Союза. В то же время Траншель много времени уделял исследованию не только ржавчинных, но и других групп грибов, в том числе и головневых, очевидно считая, что они наравне с ржавчинными грибами «. . . имеют большой практический интерес, так как вызывают причиняющие большие потери урожая, заболевания многих культурных и полезных растений. . .» (1939 : 7).

[1] Под Карельским перешейком понимается северо-западная часть Ленинградской области, отграниченная с запада Финляндией, с юга — правым берегом р. Невы и Финским заливом, с востока и севера — Ладожским озером и частично Карельской АССР.

В результате обработки гербария нами было выявлено 40 видов головневых грибов: 19 видов из сем. *Ustilaginaceae* и 21 вид из сем. *Tilletiaceae*.

Одновременно с этим были использованы и литературные данные, разбросанные в различных изданиях. Так, например, С. С. Ганешин (1916) сообщает о 9 видах головневых грибов, попутно собранных им во время исследования флоры высших растений, в южной части Карельского перешейка. Лиро (Liro, 1924, 1938) в двухтомной монографии по головневым грибам приводит сведения о 31 виде этих грибов, собранных им и другими финскими микологами в основном в северо-западной части Карельского перешейка. Л. С. Гутнер (1941) указывает 5 видов головневых из юго-западной части перешейка.

Сопоставив видовой состав грибов, выявленных в результате обработки личных сборов, с материалами гербария и литературными данными, считаем возможным зарегистрировать для Карельского перешейка 14 родов и 57 видов головневых грибов на 72 видах питающих растений из 16 семейств (табл. 1). При просмотре табл. 1 прежде всего бросается в глаза обилие видов головневых грибов на сравнительно небольшой территории Карельского перешейка. Подтверждается это и при сравнении с флорами головневых грибов, например, Литовской ССР, включающей, по данным М. К. Игнатавичюте (1959 г.), 75 видов, а также и Карельской АССР, для которой Гутнер (1941) указывает около 50 видов головневых грибов.

Из 57 видов, указанных в табл. 1, 27 относятся к сем. *Ustilaginaceae* и обнаружены на 45 видах питающих растений, 30 видов принадлежат к сем. *Tilletiaceae* и собраны на 27 видах питающих растений.

Одновременно с этим следует отметить, что в сем. *Ustilaginaceae* бо́льшая часть видов (17 из 27) встречается на однодольных растениях, а в сем. *Tilletiaceae* (20 из 30) — на двудольных.

По числу видов на первых местах стоят роды *Ustilago* (18 видов) и *Entyloma* (15), за ними следуют: *Urocystis* (7), *Cintractia* (5). Из всех остальных родов известно по одному виду. Представители рода *Ustilago* встречены на 27 видах питающих растений, *Entyloma* — на 19, *Cintractia* — на 13 и *Urocystis* — на 8 видах питающих растений; для представителей остальных родов отмечено по одному питающему растению.

Последнее, что обращает на себя внимание в табл. 1 — это небольшая величина коэффициента, выражающего отношение числа родов к числу видов. Для территории Карельского перешейка этот коэффициент составляет 25%.

Согласно Жаккара (Ячевский, 1933), это отношение тем меньше, чем разнообразнее экологические условия. Разнообразие последних на Карельском перешейке обусловлено как мозаичным распределением почв и грунтов, так и растительности в результате геологических, гидрологических и климатических особенностей перешейка (Абрамова и Козлова, 1957; Захарова, 1957; Филенко, 1957).

В флористическом отношении Карельский перешеек относится к Восточно-Европейской провинции Евразиатской хвойнолесной (таежной) области и лежит в пределах южнотаежной подзоны («Геоботаническая карта СССР», 1954 г.).

Главными лесными формациями являются сосняки брусничные и бруснично-вересковые на террасированном равнинном или слабо всхолмленном рельефе. На холмисто-моренном рельефе Центральной Карельской возвышенности встречаются ельники черничные. На верховых болотах Ладожско-Невской низменности преобладают сосновые леса (Абрамова и Козлова, 1957).

Несмотря на большую облесенность Карельского перешейка (до 70%), питающими растениями головневых являются преимущественно не лесные растения, а лугово-лесные, луговые, растения безлесных болот и сорные.

Таким образом, можно сказать, что головневые Карельского перешейка встречаются преимущественно на гелиофильных растениях.

Среди питающих растений встречаются представители как бореального элемента флоры, так и неморального; к первому относятся, например, *Carex limosa*, *Trientalis europaea* и другие, ко второму — *Stellaria holostea*, *Anemone nemorosa* и другие.

Приводим список 19 видов головневых грибов (на 20 питающих растениях), впервые обнаруженных для Карельского перешейка и для всей Ленинградской области.

Ustilago striaeformis (Westendorp) Niessl. на *Festuca rubra* L.; *U. kühneana* Wolff на *Rumex acetosella* L.; *U. pustulata* (DC.) Winter на *Polygonum bistorta* L.; *U. violacea* (Pers.) Rouessel на *Stellaria holostea* L., *Coronaria flos-cuculi* (L.) A. Br.; *Cintractia montagnei* Magnus на *Rhynchospora alba* (L.) Vahl.; *C. irregularis* Liro на *Carex digitata* L.; *C. leioderma* (Lagerheim) Ciferri на *Carex muricata* L.; *Thecaphora trailii* Cooke на *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill.; *Tilletia flectens* Lagerheim на *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin.; *Entyloma holci* Liro на *Holcus mollis* L.; *E. ranunculi* (Bonorden) Schröt. на *Ranunculus sceleratus* L.; *E. eryngii* (Corda) De Bary на *Eryngium planum* L.; *E. achilleae* Magnus на *Achillea millefolim* L.; *E. matricariae* Rostrup на *Matricaria inodora* L.; *E. calendulae* (Oudemans) De Bary на *Calendula officinalis* L.; *E. hieracii* Sydow на *Hieracium murorum* L.; *Melanotaenium cingens* (Beck) Magnus на *Linaria vulgaris* Mill.; *Entorrhiza digitata* Lagerheim на *Juncus articulatus* L.; *Schroeteria delastrina* (Tul.) Winter на *Veronica arvensis* L.

ТАБЛИЦА 1

Распределение видов *Ustilaginales*, обнаруженных на Карельском перешейке, по родам и семействам питающих растений

Семейства питающих растений	*Ustilaginaceae*						*Tilletiaceae*								Всего видов грибов	Всего видов питающих растений
	Ustilago	*Sphacelotheca*	*Cintractia*	*Schizonella*	*Thecaphora*	*Tolyposporium*	*Tilletia*	*Entyloma*	*Melanotaenium*	*Entorrhiza*	*Urocystis*	*Tracya*	*Doassansia*	*Schroeteria*		
Alismataceae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2[1]/2	—	2	2
Hydrocharitaceae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/1	—	—	1	1
Gramineae	10[1]/13	—	—	—	—	—	1/1	2/2	—	—	2/3	—	—	—	15	17
Cyperaceae	—	—	5/13	1/1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	13
Juncaceae	—	—	—	—	—	1/1	—	—	—	2/2	—	—	—	—	3	2
Polygonaceae	4/5	1/2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	6
Caryophyllaceae	1/6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	6
Ranunculaceae	—	—	—	—	—	—	—	3/6	—	—	3/3	—	—	—	6	7
Saxifragaceae	—	—	—	—	—	—	—	1/1	—	—	—	—	—	—	1	1
Violaceae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/1	—	—	—	1	1
Umbelliferae	—	—	—	—	—	—	—	1/1	—	—	—	—	—	—	1	1
Primulaceae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/1	—	—	—	1	1
Boraginaceae	—	—	—	—	—	—	—	1/2	—	—	—	—	—	—	1	2
Scrophulariaceae	—	—	—	—	—	—	—	1/1	1/1	—	—	—	—	1/1	3	2
Dipsacaceae	1/1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
Compositae	2/2	—	—	—	1/1	—	—	6/6	—	—	—	—	—	—	9	9
Итого видов грибов	18	1	5	1	1	1	1	15	1	2	7	1	2	1	57	—
Итого видов питающих растений	27	2	13	1	1	1	1	19	1	2	8	1	2	1	—	72

[1] В числителе указывается количество видов грибов, в знаменателе — количество видов питающих растений.

Среди этих видов есть очень редкие, как например *Tilletia flectens*, хотя питающее растение *Deschampsia flexuosa* широко распространено по всей Ленинградской области. Общее распространение *Tilletia flectens* ограничено территорией Скандинавского п-ва.

На Карельском перешейке, как и в любой другой местности, имеются виды головневых грибов широко распространенные, которые можно найти повсюду при соответствующих экологических условиях и наличии питающих растений. Таковы: *Ustilago avenae* (Pers.) Rostrup на видах *Avena*; *U. longissima* (Schlecht.) Meyen на видах *Glyceria*; *U. striaeformis* (Westendorp) Niessl. на видах *Festuca*; *U. hordei* (Pers.) Lagerheim на видах *Hordeum*; *U. hypodytes* (Schlecht.) Fr. на видах *Elymus*; *U. violacea* (Pers.) Roussel на видах *Coronaria*, *Dianthus* и др.; *Urocystis agropyri* (Preuss) Schröt. на видах *Agropyron*; *U. anemones* (Pers.) Winter на видах *Anemone* и др.

У некоторых широкораспространенных видов головневых были выявлены питающие растения, не отмеченные как таковые для Ленинградской области, но широко распространенные в ее пределах. Это: *Cintractia subinclusa* (Körnicke) Magnus на *Carex vesicaria* L.; *Entyloma microsporum* (Unger) Schröt. на *Ranunculus acris* L.; *E. ranunculorum* Liro на *Ranunculus cassubicus* L. и *Urocystis occulta* (Wallr.) Rabenhorst на *Lolium perenne* L.; широкораспространенный вид *Cintractia caricis* (Pers.) Magnus обнаружен на *Carex pilulifera* L. — виде, встречающимся изредка и не по всей Ленинградской области. *Ustilago calamagrostidis* (Fuckel) Clinton на *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin. и *U. bromicora* (Tulasne) Fischer Waldheim на *Bromus tectorum* L. — в условиях Ленинградской области ограничены в своем распространении тем, что их питающие растения являются нешироко распространенными видами.

В соответствии с III приложением «Международного кодекса ботанической номенклатуры» (1959) нами устанавливается новая комбинация: *Urocystis trientalis* (Berk. et Br.) Golov. et Stscherb. (Fungi exc. URSS, A. S. Bondarzew, Fasc. I, 1959, № 16).

Ознакомление с мировым распространением тех видов головневых грибов, которые известны на Карельском перешейке, даст возможность отметить некоторые особенности их географического распространения. Последние у грибов, по сравнению с высшими растениями, изучены очень слабо. Причиной этого является недостаточная изученность микофлоры различных местностей. Н. И. Лавров (1952) в своей докторской диссертации предлагает свою схему географического распространения грибов. При этом он различает две группы ареалов: субстратные или генетические, специфичные для приуроченных к субстрату грибов и обычные, принятые в географии сосудистых растений — географические ареалы.

Лавров устанавливает 10 типов субстратных микоареалов (тегеральный, маргинальный, цингулярный, битегеральный, аспергеральный, тангентальный, мультиаспергеральный, мультитангентальный, ретикулярный и комплектный).

Однако, как признает сам Лавров, воспользоваться в настоящее время этими типами генетических микоареалов не представляется возможным, так как микофлористических данных относительно местонахождений отдельных видов в нашем распоряжении имеется недостаточно.

При выделении ареалов нами была использована обычная классификация, принятая в географии высших растений. Анализ флоры головневых Карельского перешейка показал, что отдельные виды значительно различаются друг от друга по характеру своих географических ареалов; ареалы могут быть объединены в шесть основных типов: 1) голарктический; 2) европейский; 3) полукосмополитный; 4) американо-европейский; 5) евразиатский, и 6) фенноскандинавский.

Большинство видов головневых грибов имеет голарктическое распространение в умеренной зоне Северного полушария на всех трех континентах.

Ареалы этого типа свойственны 19 видам (33.3%) головневых грибов Карельского перешейка, встречающихся на питающих растениях из 10 различных семейств. Голарктический ареал распространения имеют: *Ustilago calamagrostidis* (Fuckel) Clinton, обитающий на видах *Calamagrostis*, *Agropyron*; *Schizonella melanogramma* (DC.) Schröt. на видах *Carex*; *Thecaphora trailii* Cooke на видах *Cirsium*, *Saussurea*; *Entyloma eryngii* (Corda) De Bary на видах *Eryngium*; *E. linariae* Schröt. на видах *Linaria* и др.

Европейский ареал имеют 16 видов головневых (28%) на питающих растениях из 9 различных семейств, в частности *Ustilago scabiosae* (Sowerby) Winter на видах *Knautia*, *Scabiosa*; *U. scorzonerae* (Albertini et Schweinitz) Schröt. на видах *Scorzonera*; *Entyloma fergussonii* (Berceley et Broome) Plowright на видах *Myosotis*; *E. magnusii* (Ull.) Woronin на видах *Gnaphalium*; *E. leontodontis* Sydow на видах *Leontodon*; *Tracya hydrocharidis* Lagerheim на видах *Hydrocharis* и др.

Полукосмополитный ареал имеют виды, широко распространенные во всех странах света, за исключением арктических и альпийских областей; экологически они связаны либо с культурными растениями, либо с сорными. Сюда относятся 9 видов (15.9%) головневых грибов Карельского перешейка, питающими растениями которых являются представители семейств *Gramineae* и *Polygonaceae*.

Американо-европейский ареал имеют 7 видов (12.3%), встречающихся на представителях 7 различных семейств. К ним, например, относятся

Tolyposporium junci (Schröt.) Woronin на видах *Juncus*; *Urocystis kmetiana* Magnus на видах *Viola*; *Doassansia sagittariae* (Westendorp) Fisch. на видах *Sagittaria* и др.

Евразиатский ареал имеют 4 вида (7%) головневых, обитающих на питающих растениях из 4 различных семейств. Виды с этим ареалом встречаются в умеренной зоне Европы и Азии. К ним принадлежат такие виды, как *Ustilago airae-caespitosae* (Lindroth) Liro на видах *Deschampsia*; *Entyloma chrysosplenii* (Berkeley et Broome) Schröt на видах *Chrysosplenium*, и другие.

Фенно-Скандинавский ареал имеют два вида (3.5%), встречающиеся на представителях сем. *Gramineae* и *Cyperaceae*; к ним относятся: *Cintractia irregularis* Liro на видах *Carex* и *Tilletia flectens* Lagerheim на видах *Deschampsia*. Первый вид встречается на территории Финляндии, второй в Финляндии и Швеции.

Головневые грибы, условиями своего существования тесно связанные с высшими растениями, вместе с ними появились на территории Карельского перешейка и являются преимущественно видами пришлыми. Значительное количество среди них европейских видов, очевидно, объясняется составом флоры высших растений, для которой также характерно наличие сравнительно большого процента европейских видов.

Установление типов ареалов является пока только попыткой подойти к разрешению вопросов географической характеристики (микогеографии) головневых грибов.

Интерес представляют данные о количестве видов *Ustilaginales* во всем мире, в СССР и в том числе в Ленинградской области и на Карельском перешейке (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Сравнительные данные о количестве видов *Ustilaginales*

Роды грибов	Во всем мире (Fischer a. Halton, 1957)	В СССР (Гутнер, 1941)	В Ленинградской области (Гутнер, 1941)	На Карельском перешейке (данные автора)
Ustilago (Pers.) Roussel	331	98	31	18
Sphacelotheca De Bary	137	12	1	1
Cintractia Cornu	58	14	3	5
Schizonella (DC.) Schröt.	2	1	1	1
Thecaphora Fingerhuth	28	9	0	1
Tolyposporium Woronin	23	3	1	1
Tilletia Tul.	106	26	4	1
Entyloma De Bary	152	43	11	15
Melanotaenium De Bary	19	4	0	1
Entorrhiza Weber	7	3	1	2
Urocystis Rabenhorst	88	—	—	7
Tracya Sydow	2	1	1	1
Doassansia Cornu	32	6	3	2
Schroeteria Winter	3	(1)[1]	0	1

Как видно из табл. 2, самое большое количество видов дает род *Ustilago*, на втором месте по количеству видов стоит род *Entyloma*; малое число видов (во всем мире) имеют роды *Schizonella* (2 вида), *Tracya* (2 вида) и *Schroeteria* (3 вида). Фишер и Гальтон (Fischer a. Halton, 1957) к роду *Schizonella* относят: *Schizonella melanogramma* (DC.) Schröt. и *Schizonella melanogramma* (DC.) Schröt. var. *elynae* Blytt, встречающиеся на представителях сем. *Cyperaceae*.

Первый вид, имеющий голарктический ареал, в пределах Советского Союза встречается на Кольском полуострове, а также в средней и южной частях страны, он широко распространен на листьях видов *Carex* L. Второй вид отмечен в пределах Норвегии. Род *Tracya* включает: *T. hydrocharidis* Lagerheim на питающих растениях из сем. *Hydrocharitaceae* и *T. lemnae* (Setchell) Sydow на видах *Lemna*. У первого вида — европейский тип ареала и в пределах Советского Союза он встречается в Карельской АССР, Ленинградской области и Литовской ССР. Второй вид обитает в Северной Америке.

К роду *Schroeteria* относятся 3 вида: *Schr. bornmülleri* Magnus, *Schr. decaisneana* (Boudier) Toni и *Schr. delastrina* (Tul.) Winter на питающих растениях из сем. *Scrophulariaceae*. В обзорной работе Гутнер (1941) о головневых грибах род *Schroeteria* отсутствует.

По нашим данным и по данным Морочковского (1956), в Советском Союзе распространен один вид этого рода — *Schroeteria delastrina* (Tul.) Winter. На Карельском

[1] По данным С. Ф. Морочковского (1956 г.)

перешейке питающим растением этого вида является *Veronica arvensis*, а на Украине — *V. verna*. У *Schroeteria delastrina* (Tul.) Winter и *Schr. decaisneana* (Boudier) Toni — европейский тип ареала. *Schroeteria bornmülleri* Magnus отмечена в Сирии на *Veronica biloba* L. По сообщению П. Н. Головина, в Средней Азии *Schroeteria delastrina* широко распространена на *Veronica campylopoda* Boiss.

В заключение (табл. 3) мы даем сводку процентного соотношения числа видов в семействах головневых грибов Карельского перешейка, характеризующую состав флоры головневых по состоянию наших знаний в данный момент.

ТАБЛИЦА 3

Флористическая характеристика головневых грибов Карельского перешейка на 1960 год

Роды сем. *Ustilaginaceae*	Количество видов	В %	Роды сем. *Tilletiaceae*	Количество видов	В %
Ustilago	18	66	*Entyloma*	15	50
Cintractia	5	18	*Urocystis*	7	23.4
Sphacelotheca	1	4	*Entorrhiza*	2	6.6
Schizonella	1	4	*Doassansia*	2	6.6
Thecaphora	1	4	*Tilletia*	1	3.3
Tolyposporium	1	4	*Melanotaenium*	1	3.3
			Tracya	1	3.3
			Schroeteria	1	3.3
Итого	27	100	Итого	30	100

Преобладающее количество видов (53% от всех головневых) приходится на сем. *Tilletiaceae*. По числу видов в этом семействе на первом месте стоит род *Entyloma* (50%), затем *Urocystis* (23.4%), за ними следуют *Entorrhiza* и *Doassansia* (по 6.6%).

В сем. *Ustilaginaceae* самым многочисленным является род *Ustilago* (66%), затем *Cintractia* (18%), остальные роды указанных семейств немногочисленны.

Таким образом, очевидно, можно сказать, что представители родов *Ustilago*, *Entyloma*, *Urocystis* и *Cintractia* в высокой степени свойственны микофлоре северо-западной части Ленинградской области.

Считаю своим долгом принести благодарность проф. П. Н. Головину за оказанную помощь в обработке материалов.

Литература

Абрамова Т. Г. и Г. И. Козлова. (1957). Геоботанические районы Северного Приладожья и Карельского перешейка. Вестн. Ленингр. унив., 24, сер. геолог. и географич., 4. — Ганешин С. С. (1916). Список растений, собранных в окрестностях «Островки» на р. Неве : 479—538. — Гутнер Л. С. (1941). Головневые грибы. — Захарова А. Ф. (1957). Климатическое районирование Карельского перешейка для целей сельского хозяйства. Вестн. Ленингр. унив., 24, сер. геолог. и географ., 4. — Лавров Н. Н. (1952). Флора грибов и слизевиков Сибири. Докт. диссерт., Л. — Международный кодекс ботанической номенклатуры. (1959). — Ниценко А. А. (1959). Очерки растительности Ленинградской области. — Траншель В. Г. (1939). Обзор ржавчинных грибов СССР. — Филенко Р. А. (1957). Гидрологические районы Карельского перешейка. Вестн. Ленингр. унив., 24, сер. геолог. и географ., 4. — Ячевский А. А. (1933). Основы микологии. — Fischer a. Halton. (1957). Biology and Control of smut fungi. — Liro I. (1924, 1938). Die Ustilaginales Finnlands 1; 11. — Zundel. (1953). The *Ustilaginales* of the World. State College, Pennsylvania.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 9 VIII 1960).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

Г. К. Барашков

ХИМИЯ ЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*CHLOROPHYTA*)

Зеленые водоросли очень широко распространены в природе, их можно найти в пресных водах и в морях, в почве и на различных наземных и подземных субстратах. Свое название они получили по цвету клеток большинства представителей этого типа растений. Цвет обусловлен тем, что дополнительные пигменты, каротины и ксантофиллы, не маскируют зеленую окраску хлорофилла.

По строению и размерам они крайне разнообразны, и среди них мы находим все переходы от микроскопических форм до крупных макрофитов. Это, естественно, определяет и значительное разнообразие их физиологических и экологических особенностей.

Несмотря на большое распространение этих водорослей, они до последнего времени не играли значительной роли в хозяйственной деятельности человека. Лишь сравнительно недавно было обращено внимание на способность некоторых форм, в основном протококковых (*Chlorella*, *Scenedesmus* и некоторых других), быстро размножаться в лабораторных условиях и давать огромные урожаи различного рода органических веществ. Большое применение эти водоросли, в основном одноклеточные, находят в исследованиях общих закономерностей обмена веществ и фотосинтеза растений.

Отсутствие сводок по химии водорослей этого типа становится большим недостатком, не дающим возможности многим ученым координированно вести свою работу. В данной статье не рассмотрено большое количество исследований по фотосинтезу, минеральному питанию, общим вопросам обмена веществ в растениях, ибо изложение этих работ явилось бы изложением современного состояния изучения каждой из таких проблем. Здесь рассмотрены материалы, касающиеся только химии зеленых водорослей.

Углеводы

Моно- и олигосахариды. В зеленых водорослях преобладают глюкоза и фруктоза, содержащиеся примерно в равном соотношении. В меньшем количестве встречаются ксилоза, галактоза и рибоза. В небольших количествах найдена неидентифицированная триоза (Aach, 1955; Гаевская, 1956).

Из олигосахаридов отмечено наличие небольших количеств сахарозы (Mirande, 1913), а также стахиозы и раффинозы (Merac, 1955).

Полиозы могут содержаться в зеленых водорослях в количестве до 35% сухого веса, а иногда до 50% и больше (Гаевская, 1953).

При изучении состава водорослей-макрофитов Черного моря П. Д. Джелилева (1952) обнаружила у *Enteromorpha intestinalis* (класс улотриксовых) 4.75% клетчатки, 0.17% моноз, 22.67% крахмала и гемицеллюлоз, а у *Cladophora utriculosa* (класс сифонокладиевых) соответственно 31.95, 0.36 и 18.34%. Она нашла, что летом содержание крахмала и гемицеллюлоз увеличивается за счет фотосинтеза, расходуясь в течение зимы.

Изменения содержания гидролизующихся полиоз в течение жизненного цикла хлореллы показали, что в отдельные периоды роста содержание углеводов может быть очень различным (Collyer, Fogg, 1955). Вероятно, различиями в возрасте культур и в условиях выращивания можно объяснить противоречивость многих литературных данных по содержанию полисахаридов в хлорелле.

Общепринятые качественные реакции на крахмал и целлюлозу оказываются положительными при обработке клеток разных зеленых водорослей (Timberlake, 1901; Колесников, 1940; Голлербах, 1951 г.; Smith, 1951; Whistler, Smart, 1953; Meeuse, Kreger, 1954). Наличие крахмала в зеленых водорослях считается настолько характерным, что его присутствие явилось одним из доказательств принадлежности рода *Botryococcus* к зеленым, а не к разножгутиковым (Belcher, Fogg, 1955).

Исследования целлюлозы клеток представителей класса сифоновых *Valonia* (Sponsler, 1931) и *Halicystis* (Sisson, 1940) дали разноречивые результаты при применении рентгеноструктурного анализа. В первом случае целлюлоза оказалась кристаллической, во втором была найдена малая ориентация молекул. Возможно, что расхождение результатов получено вследствие того, что во втором случае исследовалась мерсеризованная целлюлоза.

Подобные же исследования проведены с помощью электронного микроскопа. В клеточных стенках протококковой водоросли хлорелла были обнаружены микрофибриллы α-целлюлозы диаметром 30—53 Å, которые были распределены в связующем аморфном веществе оболочки без какой-либо локализации в виде непрерывной нерегулярной цепи. Микрофибриллы были расположены примерно в двух направлениях под прямым углом друг к другу. Они составляли 15.4% сухого веса оболочек, а в гидролизатах были обнаружены, кроме глюкозы, также небольшие количества арабинозы, маннозы, ксилозы и рамнозы. Примерно такая же структура наблюдалась у представителей класса сифонокладиевых *Cladophora rupestris* и *Chaetomorpha melagonium*. Микрофибриллы целлюлозы состояли из глюкозы и были расположены в аморфном веществе клеточных стенок в виде параллельных пучков. Находящиеся рядом пучки были расположены примерно под прямым углом друг к другу. Эта целлюлоза в рентгеновских лучах давала обычную для целлюлозы диаграмму (Northcote и др., 1958).

Представители же класса улотриксовых *Enteromorpha* sp. и *Ulva lactuca* имели клеточную структуру и химический состав оболочек другого типа. Микрофибриллы в оболочках были расположены беспорядочно в аморфном веществе. Рентгеновский анализ показал отличие составляющего микрофибриллы полисахарида от целлюлозы. В гидролизатах микрофибрилл была обнаружена смесь сахаров. Кроме глюкозы, в них много ксилозы, а у *Enteromorpha* sp. обнаружены также небольшие количества рамнозы (Cronshaw и др., 1958).

Крахмал легко выделяется из клеток ульвы при экстракции кипящей водой. Этот экстракт окрашивался йодом, давая характерный голубой цвет. В клетках водоросли крахмал содержится в виде мелких зерен диаметром 2—5 μ (Meeuse, Kreger, 1954). Осадок крахмала, выпадающий из раствора при добавлении этанола, дает на рентгенограмме три быстро диффундирующих кольца, которые во всем похожи на кольца рентгенограммы картофельного крахмала, полученного так же (Meeuse, Kreger, 1952).

При культивировании обычной хлореллы на среде с глюкозой в водоросли накапливается крахмал, причем 1-C^{14}-глюкоза включается в него без разрушения и ресинтеза. Было предположено, что механизм синтеза крахмала у хлореллы идентичен таковому у высших растений (Bailey, Neish, 1954). Возможно, что в случае зеленых водорослей, по крайней мере у некоторых из них, пути синтеза и строение крахмала близки к таковым у высших растений.

Ксилан в клеточных стенках различных сифоновых водорослей *Bryopsis maxima*, *Caulerpa anceps*, *Halimeda cuneata*, *Chlorodesmis formosana* был обнаружен и исследован. После кислотного гидролиза ксилан этих водорослей давал 76—79% ксилозы и 8.4—9.2% глюкозы (Iriki и др., 1960).

Глюкофруктозан найден в сифоновой водоросли *Dasicladus vermicularis* в количестве 4.8% сухого веса. Он исследовался с помощью хроматографии на бумаге. После полного гидролиза были обнаружены глюкоза и фруктоза. О форме и типах связи в этом полисахариде можно судить по результатам хроматографического исследования гидролизата после неполного гидролиза. В нем найдены сахароза, раффиноза и стахиоза (Merac, 1955). Этот полисахарид найден и в других представителях этого класса — *Cymopolia barbata* (Merac, 1955) и *Acetabularia mediterranea* (Clauss, Keck, 1959).

«Аморфное вещество» в клеточных стенках содержат очень многие зеленые водоросли. Состоит оно из полисахаридов типа гемицеллюлоз и пектиновых веществ (Mirande, 1913).

Аморфное вещество в оболочках *Chlorella pyrenoidosa* обнаруживало гранулярную структуру. В его составе найдены галактоза, арабиноза, манноза, ксилоза и рамноза. Гранулы связаны предположительно с глюкопротеином и располагаются в оболочке в двух областях: фрагменты толщиной 50 Å во внешних слоях и толщиной 100 Å во внутренних слоях оболочки. По весу аморфное вещество составляло 31% сухого веса оболочки. Уроновых кислот в его составе не обнаружено. Оно выполняет роль связующего вещества для микрофибрилл целлюлозы (Northcote и др., 1958).

В составе углеводов морских водорослей *Enteromorpha interstinalis* (улотриксовые) из 25.54%, приходящихся на долю углеводов, найдено 13.37% от сухого веса водорослей гемицеллюлоз. Они состояли из 10 компонентов, из которых идентифицированы галактоза, глюкоза, манноза, ксилоза, рибоза и рамноза (Серенков и др., 1957). Эти же компоненты обнаружены в аморфном веществе оболочек *Cladophora rupestris*, *Chaetomorpha melagonium*, *Enteromorpha* sp., *Ulva lactuca*, причем во всех, кроме *Ch. melagonium*, присутствовали уроновые кислоты (Cronshaw и др., 1958). Следует отметить, что каждая исследованная водоросль имела свой собственный характерный набор сахаров в гидролизатах водорастворимой и щелочерастворимой фракций.

В составе полисахаридов некоторых зеленых водорослей отмечается наличие серы в виде сульфата, в частности у *Enteromorpha intestinalis* (Серенков и др., 1957, 1961) и у *Cladophora rupestris* (Hirst, 1958).

Изучение полиоз, выделяемых в среду 18-ью видами вольвоксовых водорослей, показало, что все они содержат арабинозу и галактозу, а в среде с *Chlamidomonas ulvaënsis* — глюкозу и ксилозу. В последнем случае не исключено происхождение глюкозы из присутствующего крахмала. В небольших количествах были обнаружены и уроновые кислоты. Примерно у половины исследованных видов найдены рамноза и ранее не встречаемая в зеленых водорослях фукоза. У *Ch. inflexa* и *Ch. sphagnophila* обнаружена манноза. Количественно выделяемые в воду полисахариды составляют в среднем 20—25% имеющегося в культуре органического вещества (Lewin, 1956).

Азотсодержащие вещества

Некоторое представление о содержании белков в отдельных представителях зеленых водорослей можно получить из табл. 1. В основном указанные цифры были получены в результате умножения найденного количества небелкового азота на коэффициент 6.25. В выделенном из хлореллы белке было обнаружено 16% азота, что оправдывает в данном случае употребление этого коэффициента (Aach, 1955).

ТАБЛИЦА 1

Содержание белков в зеленых водорослях (в % от сухого веса)

Вид	Содержание белка	Источник
Scenedesmus acuminatus	62.04	Серенков и др., 1957.
Enteromorpha intestinalis	10.19	» » » , 1957.
Chlorella sp. (*ellipsoidea*)	37.5—46.7	Iwamura и др., 1955.
Cladophora utriculosa	8.31	Джелилева, 1952.
Enteromorpha intestinalis	5.81	» , 1952.
E. compressa	12.41	Кизеветтер, 1936.
E. flexuosa	26.42	Axtmayer, Estremera, 1950.
Chara foetida	15.6—18.14	То же.
Ulva lactuca	22.03	» »
U. pertusa	31.55	Takagi, 1950.
U. latissima	3.32% от общего азота	Haas, Hill, 1933.
Дальневосточные морские (среднее)	7.6	Кизеветтер, 1938.

Из рассмотрения этой таблицы видно, что даже у представителей одного и того же рода, например *Enteromorpha*, наблюдаются значительные колебания. Это можно объяснить тем, что разные условия произрастания водорослей очень сильно сказываются на содержании белков и других веществ. В пользу такого объяснения говорят результаты работ, посвященных изучению условий культивирования различных одноклеточных водорослей (*Chlorella*, *Scenedesmus*, *Lagerheimia*) в целях получения максимального выхода белков (Bongers, 1956; Spoehr, Milner, 1956; Смирнов, 1959).

Кроме условий произрастания, на количество белков в водорослях большое влияние оказывают также возраст и физиологическое состояние клеток (Collyer, Fogg, 1955). Изменение количества белков в *Chlorella ellipsoidea* наблюдали Тамийя с сотрудниками в зависимости от прохождения ею различных стадий роста — от «темновых» до «световых» (Iwamura и др., 1955). Интересно отметить, что хотя абсолютное содержание азота белка менялось, относительное его содержание по отношению к общему оставалось равным примерно 0.9 в течение всего цикла развития. Такую же величину отношения азота белка к общему получили и другие исследователи (Mazur и Clarke, 1938; Eowden, 1954) при изучении распределения форм азота в хлорелле.

Небелковый азот в водорослях принадлежит частично свободным аминокислотам, среди которых наибольшая доля приходится на глютаминовую кислоту. Она, по-видимому, играет важную роль в процессах обмена веществ зеленых водорослей (Warburg и др., 1957).

Кроме глютаминовой кислоты, в свободном виде в клетках хлореллы найдены цистин, аспарагиновая кислота, глицин и еще 14 аминокислот и амидов дикарбоновых кислот (Fowden, 1951; Schükerk, 1960). Кроме того, недавно в экстрактах из *Clado-*

phora sp. был обнаружен пептид, после идентификации оказавшийся аргинилглутамином (Makisumi, 1959). Пептиды, состоящие из аспарагиновой и глютаминовой кислот, аланина, аргинина, гистидина и лизина, найдены также в *Stephanoptera gracilis*, *Stichococcus* sp., *Rhizoclonium tortuosum*, *Codium fragile*, *Dunaliella viridis* (Jones, 1958).

Сравнительно большое количество работ посвящено исследованию аминокислотного состава зеленых водорослей. Однако основное внимание уделяется составу белков одноклеточных протококковых водорослей, что объясняется их важностью как кормовых и пищевых объектов в будущем. Наибольшее количество работ появилось в последнее время. Если раньше (Eny, 1949) обращалось внимание лишь на присутствие тех или иных аминокслот в гидролизатах водорослей, то с развитием методических приемов, особенно метода количественной хроматографии на бумаге, появились и более детальные исследования (Mazur, Clarke, 1938; Combs, 1952; Fowden, 1952; Schieler и др., 1953; Tangl, Machay, 1956/1957; Levis, Gonzalves, 1960).

Данные этих авторов говорят о большом содержании в белках зеленых водорослей дикарбоновых кислот, аланина, аргинина, лейцина. Однако в составе белков количества той или иной аминокислоты, по данным разных авторов, в ряде случаев сильно различаются. Это можно объяснить различием употребляемых для анализа штаммов водорослей, условий культивирования, обработки клеток и, возможно, некоторым различием примененных для анализа методов. Кроме изучения состава выделенного белка, некоторые исследователи хроматографируют прямо гидролизаты целых, предварительно высушенных водорослей. Это имеет и свои плюсы, поскольку облегчается и ускоряется работа, и свои минусы из-за возможного влияния на то или иное определение посторонних веществ, а также из-за возможного образования необычных для клеток веществ в результате взаимодействия имеющихся.

С приведенными выше исследованиями тесно связано изучение биологического действия водорослевого белка, употребляемого в качестве корма. Оказалось, что при даче в корм белых крыс белка *Scenedesmus obliquus*, он переваривается животными на 60.8%. Рост крыс проходил так же, как и контрольных, получавших молочный белок (Fink и др., 1954). Дальнейшие исследования привели к выводу о полноценности водорослевого белка для животных и о возможности сравнения его с белком молодых листьев шпината (Fink, Herold, 1955). Однако в дальнейшем было отмечено, что этот белок все же уступает по качеству белкам молока и яиц вследствие изменений состава, который очень зависит от условий выращивания водорослей; оказалось также, что кормление крыс свежими весенними и осенними водорослями вызывает у них некроз печени и смерть. Если же давать высушенные водоросли, то рост животных происходит нормально (Fink, Herold, 1958).

Нуклеиновые кислоты в *Chlorella ellipsoidea* в зависимости от стадии роста изучал Ивамура (Iwamura, 1955) с помощью спектрофотометрических методов. Он показал, что при превращении «темновых» клеток в «световые» в первый период фотосинтеза происходит нарастание количества белков и РНК. После этого начинается резкое увеличение содержания ДНК, причем содержание РНК падает. Эти результаты позволили выдвинуть своеобразную схему водорослевого фотосинтеза: фотосинтез → ассимиляция неорганического азота → синтез белков и РНК → образование ДНК и хлорофилла.

Количество нуклеиновых кислот в зеленых водорослях сильно колеблется, как и количество других компонентов клеток (Katayama, Fujiyama, 1957).

Обмен нуклеиновых кислот в некоторых водорослях специфичен и отличается от известного для высших растений. Например, меченный по H_3 тимидин быстро оказывается в основной своей массе из культуральной среды в хлоропластах спирогиры, а не в ядрах, причем окраска по Фейльгену происходит плохо (Stocking, Gifford, 1959).

Недавно открыт важный факт участия АМФ в восстановлении сульфата в хлорелле. С помощью ионообменной смолы был выделен из экстракта S-аденозилметионин (Schiff, 1959). Выяснено, что наличие серы абсолютно необходимо для осуществления клеточного деления, деления ядер и для синтеза ДНК (Hase, Morimura и др., 1958; Hase, Otsuka и др., 1959). Поглощенная водорослями сера очень скоро обнаруживается в составе различных нуклеотидов (Wedding, Black, 1960).

Липиды

Содержание в зеленых водорослях липидов колеблется так же, как содержание углеводов и азотсодержащих веществ. Данные о содержании липидов сведены в табл. 2.

Из рассмотренной таблицы видно, что колебания в количестве липидов в зеленых водорослях несколько меньшие, нежели колебания количества других веществ. Однако, несмотря на то, что абсолютная величина содержания липидов заметно ниже, чем углеводов и белков, условия культивирования водорослей могут резко повлиять на эту величину. Например, в среде с концентрацией азота ниже 0.001 M при сильном освещении в течение двух месяцев культуры хлореллы в клетках накапливалось липидов до 80% от сухого веса водоросли, правда, при общей сниженной продукции органического вещества (Spoehr, Milner, 1956).

ТАБЛИЦА 2

Содержание липидов в зеленых водорослях

Вид	Содержание липидов (в % от сырого веса)	Источник
Chlorella sp.	1.5	Deuticke и др., 1949.
Scenedesmus sp.	2	» » » , 1949.
Chara foetida	2.43—3.22	Axtmayer, Estremera, 1950.
Ulva lactuca	0.59	Axtmayer, Estremera, 1950.
Enteromorpha flexuosa	0.62	Axtmayer, Estremera, 1950.
Ulva latissima	0.185	Haas, Hill, 1933.
Chlorella (среднее)	20% сухого веса	Aach, 1955.

Эти же авторы при изучении изменения состава липидов по мере их накопления нашли, что в клетках хлореллы происходило увеличение относительного количества жирных кислот с 28 до 86.8% липидов, при этом количество неомыляемой фракции снижалось с 12 до 3.3%, а фракции водорастворимых омыляемых веществ — с 60 до 9.9%.

При определении распределения липидов в искусственно полученной хлорелле и сценедесмусе с помощью метода хроматографии на колонках было найдено, что из эфирной вытяжки этих водорослей переходит в спиртовой раствор 78.5 и 50.6%, соответственно, веществ, оказавшихся триглицеридами (Deuticke и др., 1949). Остаток состоял из пигментов, фосфатидов, восков, углеводородов, стеролов и стеридов. Йодное число полученных жиров колебалось у хлореллы от 93 до 168, у сценедесмуса от 136 до 139, число омыления равнялось, соответственно, 183 и 189. В результате определения роданового числа и количеств жирных кислот в триглицеридах авторы предположили в хлорелле наличие таких жиров —

глицерин { — стеариновая —
— олеиновая и глицерин — 3 линолевых кислоты,
— линолевая —

— стеариновая
а в сценедесмусе глицерин — 2 линолевых кислоты.

О наличии в хлорелле первого соединения сообщил также Ах (Aach, 1955 г.). В жире этой водоросли имелось ненасыщенных кислот с 18 атомами углерода 53.9%, с 16 атомами 25.5%, пальмитиновой кислоты 16.6% и стеариновой 4%. В составе жиров хлореллы и *Scenedesmus obliquus* встречены и другие жирные кислоты типа линоленовой, в частности $\Delta^{4\cdot7\cdot10\cdot13}$-гексадекатетраеновая кислота (Klenk, Knipprath, 1959).

Из других липидов в протококковых водорослях найдено около 0.23% хондриллостерина — исходного вещества для получения гормона коры надпочечников — кортизона.

Значительное количество хлорофилла в этих водорослях, доходящее до 5% сухого веса, сделало возможным промышленное его получение. Он употребляется в качестве дезодоратора. Считается, что зеленые водоросли имеют дополнительный к хлорофиллу *a* хлорофилл *b* (Sagromsky, 1958).

Содержание каротиноидов в разных зеленых водорослях может значительно отличаться друг от друга. Например, в *Dunaliella salina* β-каротина найдено 1100 мг%, а в *Chlorella pyrenoidosa* 90—140 мг% на воздушно-сухой вес (Дрокова, 1960). Кроме обычных для зеленых растений каротиноидов, водоросли могут синтезировать при особых условиях и сложные. Так, Клес (Claes, 1954) после облучения хлореллы рентгеновскими лучами получил несколько мутантов, продуцировавших высоконенасыщенные сложные каротиноиды — фитоен, фитофлуен, ζ-каротин, ликопин, тетрагидроликопин и несколько неидентифицированных. Среди них в дальнейшем обнаружили протетрагидроликопин и проликопин.

В клетках сифоновой водоросли *Acetabularia mediterranea*, кроме лютеина, β-каротина и неоксантина, найдены также виолаксантин, эпоксид ксантофилла и астаксантин

(Richter, 1958). В *Cladophora fracta* встретили виолаксантин и следы антераксантина и мутатоксантина. Возможно присутствие тараксантина (Tischer, 1958).

Проведенные с каротиноидами разных водорослей исследования, может быть, отчетливее других показывают разнохарактерность водорослей и несходство в них деталей обменных процессов. Поэтому при изучении того или иного процесса обмена необходимо учитывать природу взятых для опытов водорослей.

Помимо каротиноидов и других пигментов, в зеленых водорослях среди летучих компонентов обнаружены терпены. Например, из морской водоросли *Ulva pertusa* выделены пинен, лимонен, линалоол, карвон и терпинеол (Katayama, 1955а), а также фурфурол и α-метилфурфурол (Katayama, 1955б). Среди летучих веществ *Enteromorpha* sp. Катаяма нашел лимонен, пинен, 1,8-цинеол, линалоол, карвон и терпинолен (Katayama, 1955в).

Другие исследования

Содержание золы в зеленых водорослях обычно определяется во всех работах по изучению их химического состава. Некоторые данные представлены в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Содержание золы в зеленых водорослях (в % от сухого веса)

Виды	Содержание золы	Источник
Chlorella sp.	10	Aach, 1955 г.
Ch. pyrenoidosa	10	Champigny, 1957.
Enteromorpha compressa	10.42	Кизеветтер, 1936.
E. intestinalis	23.07	Джелилева, 1952.
Cladophora utriculosa	26.33	», 1952.
Chara foetida	31.34	Axtmayer, Estremera, 1950.
Ulva lactuca	25.71	Axtmayer, Estremera, 1950.
Enteromorpha flexuosa	20.21	Axtmayer, Estremera, 1950.

Из табл. 3 видно, что морские водоросли содержат золы больше, чем пресноводные. Это свойственно и представителям других типов водорослей.

В составе золы зеленых водорослей найдены многие элементы, которые обычно встречаются и в других водорослях. Обращает на себя внимание значительная аккумуляция из морской воды в *Ulva lactuca* йода (до 50 мг%) и цинка и меди (до 62 мг%) (Young, Langille, 1958; Гилева, 1960). Подобные исследования сейчас приобретают заметное значение из-за возможности иметь в будущем «водорослевую металлургию».

Роль некоторых встречаемых в водорослях элементов остается неясной. Так, в водоросли из класса сцеплянок *Zygogonium ericetorum* изучен пигмент, считавшийся ранее антоцианиноподобным. Он оказался железотанниновым комплексом (Alston, 1958). Такой же пигментный комплекс найден в *Spirogira pratensis* (Allen, Alston, 1959).

Ферменты зеленых водорослей изучены сравнительно хорошо. Карбогидразную активность экстрактов свежих водорослей *Cladophora rupestris* и *Ulva lactuca* изучали Данкан и др. (Duncan и др., 1956). При некоторых условиях 0.3%-й экстракт из *C. rupestris* синтезировал из изомальтозного раствора высшие сахариды. Основными продуктами, получаемыми в результате трансглюкозилирующего действия этого экстракта, являлись паноза, мальтотриоза, глюкозилмальтотриоза и мальтотетраоза. В основном перенос α-глюкозила шел от мальтозы к 4 или 6 атому углерода нередуцирующей концевой группы мальтозы, изомальтозы и мальтотриозы (Duncan, Manners, 1958). Экстракты этих двух водорослей могли осуществлять также перенос β-глюкозила на глюкозу, целлобиозу и ксилозу (Duncan и др., 1959).

При изучении ферментов углеводного обмена в протококковой водоросли *Hydrodictyon reticulatum* Рихтер (Richter, 1956) показал наличие амилазной и фосфорилазной активности, а также кислой фосфатазной активности. В дальнейшем он обнаружил высокую активность триозоизомеразы и дифосфофруктоальдолазы. Кроме того, было найдено незначительное фруктозо-6-фосфатдегидразное действие и дегидразное действие молочной кислоты. Обнаружение последнего фермента говорит о способности клеток водорослей к брожению подобно микробным и мускульным клеткам (Richter, 1957). Эту же способность подметил и Дамашке (Damaschke, 1957).

Ни Рихтер, ни Якоби (Jacobi, 1957а) не нашли в препаратах из зеленых водорослей, которые они исследовали, алкогольдегидразной активности, характерной для высших растений. Не найдено также глицерофосфатдегидразы, фосфоглюкомутазы, карбоксилазы и гексокиназы. В отличие от красных водорослей, зеленые *Ulva*, *Chaetomorpha*, *Bryopsis*, *Hydrodictyon reticulatum* и *Chlorella pyrenoidosa* содержали альдолазу, дегидразу триозофосфата и дегидразу глюкозо-6-фосфата (Jacobi, 1957б; Richter, 1959).

Все эти данные свидетельствуют о том, что в исследованных зеленых водорослях существует несколько путей превращения углеводов, в частности глюкозы. Как минимум можно указать на два — через гликолиз и через пентозофосфатный цикл. Это же подтвердили тщательные наблюдения Сайретта (Syrett, 1958) о путях превращения разных атомов углерода меченой глюкозы.

Кроме указанных, в некоторых зеленых водорослях найдена каталаза (Takagi, 1953а, 1953б; Richter, 1956), аргининосукциназа (Walker, Myers, 1953), трансаминаза и дегидраза глютаминовой и аспарагиновой кислот (Jacobi, 1957в, 1957г), аллантоиназа и аллантоиказа (Villeret, 1958).

Содержание витаминов в *Ulva lactuca* и *Codium tomentosum* не зависит от зольности. Наибольшее содержание показано для аскорбиновой, никотиновой и фолиевой кислот (Creach, Baraud, 1954).

В протококковой водоросли *Scenedesmus obliquus*, собранной в нестерильных условиях, содержание витамина B_{12} равнялось 0.02—1.7 γ/г сухого веса. Это по меньшей мере в 20—50 раз больше, чем в высших растениях. В пяти штаммах этой водоросли содержание витамина E было равно 111—183 γ/г, т. е. больше, чем в шпинате и проростках пшеницы (Fink, Herold, Lundin, 1958). Содержание тиамина, рибофлавина и никотиновой кислоты в *Cladophora siwaschensis*, выросшей в опресненных участках Сивашского залива, равнялось 2.5, 0.2 и 1.5 мг% соответственно (Алфимов, Прошкина-Лавренко, 1961).

Различные другие вещества обнаруживались в зеленых водорослях в значительной степени случайно при изучении той или иной стороны их физиологии. Так была обнаружена яблочная кислота в *Ulva lactuca* и *Codium tomentosum* (Creach, 1954). О хамамелоновой кислоте в хлорелле после культивирования ее в особых условиях с меченой углекислотой сообщил Кандлер (Kandler, 1957). В некоторых штаммах *Chlorella ellipsoidea*, а также в экстрактах из *Chlamydomonas reinhardi*, *Hydrodictyon reticulatum*, *Chaetomorpha okamurai* обнаружили антибиотическую активность, вызванную веществом, названным «хлореллином». Физиологическое значение хлореллина неясно, но предполагают, что он является регулятором роста зеленых водорослей (Suda, 1960).

Заключение

Приведенный выше фактический материал свидетельствует о значительном сходстве химизма зеленых водорослей с химизмом высших растений. Среднее содержание углеводов у зеленых водорослей составляет 30—35%, азотсодержащих веществ 40—45%, липидов около 10%, золы и других веществ 10—12% сухого веса. При допущении, что в 100 г органического вещества водорослей содержится 12% липидов, калорийность водорослей будет равняться 472 калориям. Следует оговориться, что эти цифры можно рассматривать лишь как ориентировочные. В тексте нашей статьи отмечались колебания в содержании разных веществ водорослей в зависимости от вида водорослей, условий произрастания, физиологического состояния клеток и других факторов.

Как и в случае других водорослей, при рассмотрении возможности дачи зеленых водорослей в качестве корма нельзя исходить только из результатов химических анализов и определения их калорийности. В связи с тем, что в последнее время появились работы по выращиванию протококковых водорослей для целей рыбного хозяйства, следует отметить все еще недостаточное изучение вопросов усвоения этих водорослей по пищевым цепям водоемов. Для решения конкретных вопросов кормления зелеными водорослями планктонных рачков для выращивания молоди рыб необходимы биохимические исследования пищевых цепей.

В связи с большой зависимостью качества водорослевого корма от условий выращивания, большое значение приобретают вопросы связи между ростом водорослей и происходящими в них обменными процессами. Представляют интерес попытки установить отдельные фазы роста планктонных водорослей и выявить чувствительность водорослей на этих фазах к различным внешним воздействиям (Fogg, 1956).

Особое значение, кроме указанных, приобретают в настоящее время вопросы, связанные с использованием зеленых водорослей в качестве пищи для космонавтов и для поддержания нормального состава воздуха в спутниках и космических кораблях.

Зеленые водоросли представляют собой благодатный объект для исследования общих вопросов обмена веществ и для получения больших масс дешевого органического вещества.

Литература

Алфимов Н. Н., А. И. Прошкина-Лавренко. (1961). К биологии и биохимии *Cladophora siwaschensis* Meyer. ДАН СССР, 136, 1. — Гаевская Н. С. (1953). Выращивание массовых культур протококковых водорослей для рыбного хозяйства. Тр. Всесоюзн. гидробиолог. общ., 5. — Гаевская Н. С. (1956). Проблемы использования одноклеточных водорослей. Природа, 4. — Гилева З. А. (1960). О коэффициентах накопления радиоизотопов пресноводными водорослями. ДАН СССР, 132, 4. — Джелилева П. Д. (1952). Некоторые данные о химическом составе водорослей (макрофитов) Черного моря. Тр. Карадагск. биостанции, 12. — Дрокова І. Г. (1960). Дослiджения водоростей на вмiст β-каротину. Укр. бот. журн., 17, 2. — Кизеветтер И. В. (1936). О химическом составе ряда *Rhodophyceae* из водорослевого пояса Приморья. Вестн. Д.-В. филиала АН СССР, 20. — Кизеветтер И. В. (1938). Морские водоросли ДВК, их химический состав и использование. Вестн. Д.-В. филиала АН СССР, 31. — Колесников П. А. (1940). О промежуточных продуктах углеводного обмена у одноклеточной зеленой водоросли. Канд. дисс., Л. — Серенков Г. П., М. В. Пахомова. (1961). Изучение углеводов некоторых видов водорослей. Научн. докл. высш. школы, биолог. наука, 1. — Серенков Г. П., М. В. Пахомова, Н. Г. Борисова. (1957). Сравнительное биохимическое исследование двух видов зеленых водорослей. Вестн. МГУ, сер. биолог., 3. — Смирнов Н. Н. (1959). Изменения химического состава протококковых водорослей в зависимости от химического состава среды. Тр. Моск. технич. инст. рыбн. промышленности и хозяйства, 10. — Allen A., R. E. Alston. (1959). Formation of purple pigment in *Spirogira pratensis* cultures. Nature, 183, 4667. — Alston R. E. (1958). An investigation of the purple vacuolar pigment of *Zygogonium ericetorum* and the status of «Algal anthocyanins» and «Phycoporphyrins». Amer. Journ. Bot., 45, 9. — Axtmayer J. H., H. Estremera. (1950). Analysis of algae. El. Crisol (Puerto Rico), 4. — Bailey J. M., A. C. Neish. (1954). Starch synthesis in *Chlorella vulgaris*. Canad. Journ. Biochem. and Physiol., 32, 4. — Belcher J. H., G. H. Fogg. (1955). Biochemical evidence of the affinities of *Botryococcus*. New Phytologist, 54, 1. — Bongers L. H. J. (1956). Aspects of nitrogen assimilation by cultures of green algae. Meded. Landbouwhogeschool Wageningen, 56, 15. — Champigny M.-L. (1957). Etude de la croissance d'algues monocellulaires en cultures accélérées (Chlorelles et espèces voisines). IV. Variations de la composition en acides aminés de *Chlorella pyrenoidosa*, selon la nature de l'aliment asoté. Journ. rech. Centre nat. rech. sci., 38. — Claes H. (1954). Analyse der biochemischen Synthesekette für Carotenoide mit Hilfe von *Chlorella*-Mutanten. Ztsch. Naturforsch., 9b, 7. — Clauss H., K. Keck. (1959). Über die löslichen Kohlenhydrate der Grünalge *Acetabularia mediterranea* und deren quantitative Veränderungen in kernhaltigen und kernlosen Teilen. Planta, 52, 5. — Collyer D. M., G. E. Fogg. (1955). Studies on fat accumulation by algae. Journ. Experiment. Bot., 6, 17. — Combs G. F. (1952). The amino acid composition of *Chlorella pyrenoidosa*. Science. 116. — Creach P. V. (1954). Sur la présence d'acide malique dans les algues marines. C. r. Acad. sci., 238, 23. — Creach P. V., J. Baraud. (1954). L'acide ascorbique total dans les algues marines. C. r. Soc. biol., 148, 1—2. — Cronshaw J., A. Myers, R. Preston. (1958). A chemical and physical investigation of the cell walls of some marine algae. Biochim. et biophys. acta, 27, 1. — Damaschke K. (1957). Die Wasserstoffgärung von *Chlorella* im Dunkeln nach Anaerobiose unter Stickstoff. Ztschr. Naturforsch., 12b, 7. — Deuticke H. J., H. Kathen, R. Harder. (1949). Analyse von Algenlipoiden. Naturwissenschaften, 36, 2. — Duncan W. A. M., D. J. Manners. (1958). Enzyme systems in marine algae. 2. Trans.-α-glucosylation by extracts of *Cladophora rupestris*. Biochem. Journ., 69, 3. — Duncan A. W. M., D. J. Manners, A. G. Ross. (1956). Enzyme systems in marine algae. The carbohydrase activities of unfractionated extracts of *Cladophora rupestris*, *Laminaria digitata*, *Rhodymenia palmata* and *Ulva lactuca*. Biochem. Journ., 63, 1. — Duncan W. A. M., D. J. Manners, J. L. Thompson. (1959). Enzyme systems in marine algae. 3. Trans-β-glucosilation by extracts of *Cladophora rupestris* and *Ulva lactuca*. Boichem. Journ., 73, 2. — Eny D. M. (1949). Amino acids in healthy *Chlorella* cells. Journ. Bacteriol., 58, 2. — Fink H., E. Herold. (1955). Über die Eiweissqualität von einzelliger Algen und von jungem Grünblatt höherer Pflanzen. Naturwissenschaften, 42, 18. — Fink H., E. Herold. (1956). Ein weiterer Beitrag zum biologische Eiweisswerteinzelliger Süßwasser-Algen und von jungem Spinat. Naturwissenschaften, 43, 21. — Fink H., E. Herold. (1958). Über die Eiweissqualität einzelliger Grünalgen und ihre Lebernekrose verhütende Wirkung. III. Über die Einfluss des Trockenes auf das diätetische Verhalten der einzelligen Zuchtalgs *Scenedesmus obliquus*. Hoppe-Seyler's Zschr. physiol. Chem., 311, 1—3. — Fink H., E. Herold, H. Lundin. (1958). Über den Vitamin B_{12}-Gehalt und den Vitamin E. Gehalt der einzelligen Grünalge *Scenedesmus obliquus*. Zschr. Naturforsch., 13b, 9. — Fink H., I. Schlie, E. Herold. (1954). Über die Eiweissqualität einzelliger

Grünalgen und ihre Beziehung zur alimentären Lebernekrose der Ratte. Naturwissenschaften, 41, 7. — Fogg G. E. (1956). Relationships between metabolism and growth in plankton algae. Journ. Gen. Microbiol., 16, 1. — Fowden L. (1951). Amino-acids of certain algae. Nature, 167, 4260. — Fowden L. (1952). Amino-acids compositions of certain algae. Biochem. Journ., 50, 3. — Fowden L. (1954). A comparison of the compositions of some algal proteins. Ann. Bot., 18, 71. — Haas P., T. G. Hill. (1933). Observations on the metabolism of certain seaweeds. Ann. Bot., 47, 185. — Hase E., Y. Morimura, S. Mihara, H. Tamija. (1958). The role of sulphur in the cell division of *Chlorella*. Arch. Mikrobiol., 31, 1. — Hase E., H. Otsuka, S. Mihara, H. Tamija. (1959). Role of sulphur in the cell division of *Chlorella*, studies by the technique of synchronous culture. Biochem. et biophys. acta, 35, 1. — Hirst E. L. (1958). Polysaccharides of the marine algae (Presential address). Proc. Chem. Soc., July, 177. — Iriki Y., T. Suzuki, K. Nisizawa, T. Miwa. (1960). Xylan of siphonaceous green algae. Nature, 187, 4731. — Iwamura T. (1955). Change of nucleic acid content in *Chlorella* cells during the course of their life-cycle. Journ. Biochem., 42, 5. — Iwamura T., E. Hase, Y. Morimura, H. Tamija. (1955). Life cycle of the green alga *Chlorella* with special reference to the protein and nucleic acids contents of cells in successive formative stages. Suomalais. tiedeakat. tom., Sar. A, 60. — Jacobi G. (1957a). Enzyme des Kohlenhydratstoffwechsels in extracten von *Ulva lactuca*. Planta, 49, 1. — Jacobi G. (1957б). Vergleichend enzymatische Untersuchungen an marinen Grün- und Rotalgen. Kieler Meeresforsch., 13, 2. — Jacobi G. (1957в). Enzyme des Aminosäure-Stoffwechsels in *Ulva lactuca*. Transaminasen und Aminosäure-Dehydrogenasen. Planta, 49, 6. — Jacobi G. (1957г). Fermente des Aminosäurestoffwechsels in *Ulva lactuca*. Naturwissenschaften, 44, 8. — Jones R. F. (1958). Amoni acids and peptides in marine algae. Rev. algol., 4, 2. — Kandler O. (1957). Identifizierung von radioaktiver Hamamelonsäure aus *Chlorella* nach kurzfristiger Photosynthese in $C^{14}O_2$ und hohen KCN-Konzentrationen. Naturwissenshaften, 44, 21. — Katayama T. (1955a). Chemical studies on volatile constituents of seaweed. III. on the terpenes of volatile constituents of *Ulva pertusa* K. Bull. Japan Soc. Sci. Fish., 21, 6. — Katayama T., (1955б). То же. IV. On the carbonyl compounds of volatile constituents of *Ulva pertusa* K. Bull. Japan Soc. Sci. Fish., 21, 6. — Katayama T. (1955в). То же. V. On volatile constituents of *Enteromorpha* sp. Bull. Japan Soc. Sci. Fish., 21, 6. — Katayama T. T. Fujiyama. (1957). Studies nucleic acid of seaweed. Bull. Japan Soc. Sci. Fish., 23, 5. — Klenk E., W. Knipprath. (1959). Über das Vorkommen einer $\Delta^{4,7,10,13}$-Hexadecatetraensäure in den Fettstoffen der Algenart *Scenedesmus obliquus* und deren Isolierung. Hoppe. Seyler's Ztsch. physiol.Chem., 317, 5—6. — Lewin R. A. (1956). Extracellular polysaccharides of green algae. Canad. Journ. Microbiol., 2, 7. — Lewis E. J., E. A. Gonzalves. (1960). Amino acid contents of some marine algae from Bombay. New Phytologist, 59, 1. — Makisumi S. (1959). Occurence of arginylglutamine in green algae *Cladophora* sp. Journ. Biochem., 46, 1. — Mazur A., H. T. Clarke. (1938). The amino-acids of certain marine algae. Journ. Biol. Chem., 123, 3. — Meeuse B. J. D., D. R. Kreger. (1952). Starch of vour species *Odonthalia* and *Ulva*. Biochim. Biophys. acta, 9. — Meeuse B. J. D., D. R. Kreger. (1954). On the nature of floridean starch and *Ulva* starch. Biochim. Biophys. acta, 13, 4. — Merac M.-L. du Mlle. (1955). Sur la présence de fructosanes chez *Dasycladus vermicularis*. C. r. Acad. sci., 241, 1. — Mirande R. (1913). Recherces sur la composition chimique de la membrane et le mercellement du thalle chez les *Siphonales*. C. r. Acad. sci., 156. — Northcote D. H., K. J. Goulding, R. W. Horne. (1958). The chemical composition and structure of the cell wall of *Chlorella pyrenoidosa*. Biochem. Journ., 70, 3. — Richter G. (1956). Zur Papierchromatographie von Enzymgemischen aus Grünalgen. Flora, 143, 1. — Richter G. (1957). Nachweis und quantitative Bestimmung einiger Enzyme des Kohlenhydrat-Stoffwechsels in Grünalgen. Ztsch. Naturforsch., 12b, 10. — Richter G. (1958). Das Verhalten der Plastidenpigmente in kernlosen Zellen und Teilstücken von *Acetabularia mediterranea*. Planta, 52, 3. — Richter G. (1959). Comparison of enzymes of sugar metabolism in two photosynthetic algae: *Anacystis nidulans* and *Chlorella pyrenoidosa*. Naturwissenchaften, 46, 21. — Sagromsky H. (1958). Beitrag zur Kenntnis der Rotalgenpigmente. Ber. Dtsch. bot. Ges., 71, 10. — Schieler L., L. E. McClure, M. S. Dunn. (1953). The amino acid composition of *Chlorella*. Food Res. (Chicago), 18. — Schiff J. A. (1959). Studies on sulfate utilization by *Chlorella pyrenoidosa* using sulfate-S^{35}; the occurence of S-adenosylmethionine. Plant Physiol., 34, 1. — Schükerk W. (1960). Untersuchungen über die löslichen Aminosäuren und Zucker von Grünalgen mit natürlichem und erhöhtem Vitamin B_1-Gehalt. Arch. Mikrobiol., 35, 3. — Sisson W. A. (1940). X-Ray studies regarding the structure and behavior of nature cellulose membranes. Chem. Rev., 26, 187. — *Smith* J. (Editor). (1951). Manual of Phycology. An introduction to the algae and their biology. — Spoehr H. A., H. W. Milner. (1956). Production of protein, lipides and carbohydrates by culture of algae. Pat. USA, № 2, 732, 661, 47. — Sponsler O. L. (1931). Orientation of cellulose space lattice in the cell wall additional

data from *Valonia* cell wall. Protoplasma, 12. — Stocking C. R., E. M. Jr. Gifford. (1959). Incorporation of thymidine into chloroplasts of *Spirogira*. Biochem. Biophys. Res. Communs, 1, 3. — Suda S. (1960). Studies on chlorellin, with special reference to its physiological significance. Sci. Repts. Tohoku Univ., Ser. 4, 26. — Syrett P. J. (1958). Fermentation of glucose by *Chlorella vulgaris*. Nature, 182, 4651. — Takagi M. (1950). Chemical studies of seaweeds. I. Protein of the sea lettuce. Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ., 1, 1. — Takagi M. (1953a). Studies on the catalase in marine algae. II. On the optimum pH. Bull. Japan Soc. Sci. Fish., 19,7. — Takagi M. (1953б). То же. III. On the optimum temperature of the catalase in marine algae. Bull. Japan Soc. Sci. Fish., 19, 7. — Tangl H., M. L. Machay. (1956/1957). Large scale cultures of unicellular fresh-water algae as protein and fat source for animal feeding. Kieserletügyi közl., 50, 1. — Timberlake H. G. (1901). Starch formation in *Hydrodictyon utriculatum*. Ann. Bot., 15. — Tischer J. (1958). Carotinoide der Süßwasseralgen. X. Über die Carotinoide aus *Cladophora fracta*. Hoppe-Seyler's Ztsch. physiol. Chem., 310. — Villeret S. (1958). Recherces sur la présence des enzymes des uréides glyoxyliques chez les algues marines. C. r. Acad. sci., 246, 9. — Walker J. B., J. Myers. (1953). Biosynthesis of arginosuccinase. Journ. Biol. Chem., 203. — Warburg O., H. Klotsch, G. Krippahl. (1957). Glutaminsäure in *Chlorella*. Ztsch. Naturforsch., 12b, 10. — Wedding R. T., M. K. Black. (1960). Uptake and metabolism of sulphate by *Chlorella*. I. Sulphate accumulation and active sulphate. Plant Physiol., 35, 1. — Whistler R., C. L. Smart. (1953). Polysaccharide chemistry. — Young E. C., W. M. Langille. (1958). The occurence of inorganic elements in marine algae of the Atlantic Provinces of Canada. Canad. Journ. Bot., 36, 3.

Мурманский морской биологический
институт Кольского филиала
им. С. М. Кирова Академии наук СССР,
Дальние Зеленцы Мурманской области.

(Получено 23 V 1961).

CHEMISTRY OF GREEN ALGAE

By G. K. Barashkov

SUMMARY

The literature on the chemistry of *Chlorophyta* is reviewed in this paper.

The author points out a considerable similarity of the chemism of green algae to that of higher plants. A number of problems of pure and applied science are broached, such as the relations between the growth of algae and the metabolic processes, the caloricity of the algal feeding-stuffs, the use of green algae in cosmonautics etc.

ТОМ 46 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1961, № 12

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Ю. С. Григорьев

К ВОПРОСУ ОБ ИСТОРИЗМЕ В БИОЛОГИИ

(Некоторые замечания по поводу сборника «Философские проблемы современного естествознания», издание АН СССР, 1959)

В сборнике «Философские проблемы современного естествознания» опубликованы доклады и выступления на совещании по философии естествознания, которое состоялось в Москве в 1958 г. Материалы сборника охватывают очень широкий круг проблем, в частности проблемы физики, космогонии, кибернетики, биологии и т. д. Рассмотреть их все силами одного специалиста совершенно невозможно, да такая обширная задача нами и не ставится. Мы ограничимся здесь лишь частичным рассмотрением некоторых статей, помещенных в сборнике, главным образом статьи Г. М. Франка и В. А. Энгельгардта «О роли физики и химии в исследовании биологических проблем» и в связи с этим попытаемся осветить некоторые общие вопросы биологии. В статье Франка и Энгельгардта указано, что в современной науке до сих пор существуют две концепции — механистическая и идеалистическая, ошибочно трактующие сущность явлений жизни. Механистические представления упрощают понимание этих явлений, прямо отождествляют их с суммой физических и химических процессов неживой природы. Идеалистическая концепция сводится к утверждению нематериальной сущности (витализм) и непознаваемости жизни.

Обе эти концепции далеко не новы и потому достаточно хорошо известны. Но так как они все еще иногда находят свое отражение в научной литературе, то напоминание о них представляется вполне своевременным и полезным. Само собою разумеется, что единственно правильной является концепция, основанная на марксистско-ленинском учении о развитии.

Необходимо однако же отметить, что в нашей действительности фактически существует еще одна, широко распространенная упрощенческая «концепция», которой придерживаются отдельные биологи (да и не только биологи), не упомянутая в статье Франка и Энгельгардта.

Согласно этой наивной концепции, прогресс биологии в настоящее время определяется, прежде всего, если не всецело, максимальным использованием в исследовательской практике современной лабораторной техники. По существу, сторонники данной точки зрения пытаются подменить техникой научный метод исследования. Они рассуждают примерно так: используя меченые атомы, электронные микроскопы, хроматографию и т. п. мы ведем работу на самом высоком современном уровне, так как применяем новейшие, прогрессивные методы исследования; тот, кто применяет эти методы — передовой, прогрессивный ученый, а тот, кто их не применяет — отсталый человек.

Не подлежит никаким сомнениям, что все чудеса лабораторной, экспериментальной техники чрезвычайно полезны для развития науки, в частности биологии. Но столь же несомненно и то, что слепое преклонение перед этой изумительной техникой. попытки заменить ею научный метод, философию науки, совершенно лишены хоть сколько-нибудь серьезных оснований и могут сыграть в развитии биологии только отрицательную роль.

Как показывает опыт, научиться использовать современную, подчас достаточно сложную лабораторную аппаратуру в сущности не так уж трудно. Это может сделать даже еще не искушенный в науке, начинающий сотрудник. Но если начинающий сотрудник достигнет в умении использовать аппаратуру самого высокого мастерства, то он все-таки, очевидно, не сможет самостоятельно вести научное исследование. Ведь он овладел только техникой и еще не имеет ни малейшего представления ни о предмете, ни о сущности методов исследования современной биологии.

В этой краткой статье нет возможности рассмотреть все аспекты сложнейшего вопроса об основном методе биологических исследований. Некоторые стороны данного

вопроса мы пытались осветить в ранее опубликованных работах (Григорьев, 1955а, 1955б, 1957, 1959 гг.) и сделаем здесь еще одну такую попытку. В этом нам поможет следующая цитата из статьи Франка и Энгельгардта (стр. 292):

«В то же время характерным для современного этапа развития биологии является то, что привлечение физики и химии постепенно, по мере рождения новых форм физико-химического и математического анализа явлений, пронизывает все новые и новые биологические проблемы. Несмотря на эти успехи химии и физики, самые общие и кардинальные проблемы биологии, такие, как эволюция живого, видообразование и т. д., в настоящий момент подлежат строго научному анализу и теоретическому обобщению без непосредственной связи с физико-химической сущностью самих жизненных процессов. Однако и здесь количественный подход к явлениям, использование методов математической статистики оказывает существенную помощь в развитии этих наиболее общих проблем биологии. . .

«Следующая по нисходящей линии иерархия проблем биологии — изучение жизнедеятельности отдельных индивидуальных организмов во взаимодействии с внешней средой — все больше и больше наряду с установлением взаимосвязи и закономерностей функций органов и систем, т. е. вопросов, обычно обозначаемых как физиологические, проращивается возможностями биохимического и физико-химического анализа. Даже столь сложная функциональная система, как кора головного мозга высших животных, помимо чисто физиологических подходов, уже подлежит в какой-то мере исследованию с биохимической, физико-химической и даже математической точек зрения. На этом пути, как известно, сделаны значительные успехи. . .

«Наконец, третья по нисходящей лестнице иерархия задач — это рассмотрение жизненных явлений на клеточном уровне. Эта область в настоящее время в значительной мере, если не целиком базируется на биофизическом и биохимическом анализе сущности элементарных жизненных явлений. Более того, попытка рассматривать эти вопросы с описательной морфологической или даже чисто физиологической точек зрения уже оказывается неплодотворной и бесперспективной. Само собой разумеется, что биохимический и биофизический анализ элементарных биологических процессов не может не оплодотворять следующий уровень физиологического рассмотрения проблем и, наконец, исследование высших общебиологических проблем. Даже здесь, в построении общих теорий эволюции живого, не могут не быть приняты во внимание биохимически и биофизически анализируемые взаимоотношения организма и внешней среды. К этому следует добавить полезное применение точных приемов математического анализа явлений и моделирования сложных, многокомпонентных процессов, к чему более подробно мы вернемся ниже».

Таким образом, по мнению Франка и Энгельгардта, физика и химия почти не принимают в данное время непосредственного участия в разработке наиболее общих, кардинальных проблем органической эволюции. Это мнение в значительной мере соответствует действительности, несмотря на некоторые достижения биохимиков-эволюционистов (Благовещенский, 1950 г., 1960 г.; Голдовский, 1960 г., и другие работы). Но положительное влияние физики и химии на развитие биологии, вообще говоря, не вызывает сомнений, в связи с чем естественно возникает вопрос — каким образом поскорее распространить это влияние с низшей — третьей и отчасти со второй ступени тройственной иерархии биологических проблем (см. цитату) на самую высокую первую ступень; иными словами, что нужно сделать для максимального привлечения физики и химии к непосредственному изучению эволюции организмов.

Франк и Энгельгардт, по-видимому, считают, что такое расширение сферы влияния физики и химии определяется в основном их дальнейшим развитием, совершенствованием существующих и созданием новых форм физико-химического, а также математического анализа (см. начало цитаты). Мы же полагаем, что ждать, надеясь на будущее, в данном случае не следует, полагаем, что и в настоящее время физика и химия могут принять достаточно активное участие в разработке эволюционных проблем.

Для реализации этой возможности необходимо прежде всего широкое внедрение в практику биофизических и биохимических исследований сравнительно-исторического метода, являющегося, очевидно, единственным методом, на основе которого только и можно сознательно и последовательно изучать закономерности истории организмов. Первый шаг на пути освоения данного метода может заключаться в переходе от изучения какого-либо одного отдельно взятого объекта (например, лабораторного животного) к сравнительному исследованию нескольких объектов, связанных определенными исторически сложившимися отношениями. Но выяснение этих отношений, а следовательно, и сам выбор объектов сравнительного исследования основывается в настоящее время преимущественно на данных так называемой «описательной» биологии, которая все еще занимает ведущее положение в разработке эволюционных проблем. Поэтому те биофизики, биохимики, физиологи и другие экспериментаторы, которые пожелают применить сравнительно-исторический метод, будут вынуждены научиться использовать в той или иной мере соответствующие данные и методические приемы описательной биологии. Тем самым могло бы быть положено начало установлению конкретных, деловых связей между описательным и экспериментальным разделами биологии, которые, как известно, находятся сейчас в состоянии разобщенности и даже антагонизма.

Ликвидация разобщенности, возможно более тесное деловое объединение «описателей» и экспериментаторов, т. е. морфологов и физиологов (в широком смысле), могло бы несомненно иметь очень важное значение для прогресса всей биологии. Такое объединение позволило бы, наконец, широко развернуть всесторонние исследования структур и жизненных функций организма в их неразрывной связи, т. е. исследования организма как единого целого. Но все это возможно лишь в том случае, если исторический метод получит в экспериментальной биологии такие же права гражданства, какими он пользуется сейчас в биологии описательной. Без этого достаточно тесное объединение двух разделов биологии, о котором идет речь, вряд ли когда нибудь осуществится (Григорьев, 1955б г., 1957 г.). Мы указали здесь, что биологи-описатели являются в основном морфологами, а экспериментаторы — физиологами (в широком смысле). Такое разграничение сфер исследования конечно не является абсолютным, но о нем можно говорить, не делая большой ошибки.

Значение исторического метода определяется, однако же, не только тем, что он может послужить основой для объединения экспериментаторов и описателей, в частности для привлечения биофизиков и биохимиков к разработке эволюционных проблем. По нашему глубокому убеждению, именно данный метод вообще должен играть первостепенную роль во всех разделах современной биологии; убеждение это, в сущности, не нуждается в пространных обоснованиях.

В середине прошлого столетия великий Дарвин установил, во-первых, реальность процесса органической эволюции и, во-вторых, всеобъемлющий характер данного процесса, охватывающего все признаки и свойства всех организмов. И эти два важнейшие положения не только до сих пор не опровергнуты, но, наоборот, получили в течение последних ста лет множество дополнительных подтверждений.

Из этих положений вытекает, что единственным предметом исследования биологии был и остается всеобъемлющий эволюционный процесс, который фактически и исследуют все без исключения биологи независимо от их узкой специальности, конкретного содержания их работы, экспериментальной техники и т. д. Иными словами, ни один биолог не изучает и никогда не изучал ничего, кроме тех или иных закономерностей, отдельных звеньев или сторон единого процесса органической эволюции.

Но если все это так, если единственным предметом исследования биологии является эволюционный процесс, т. е. историческое развитие органического мира, то руководящая роль в биологических исследованиях может и должна принадлежать только историческому методу. Это единственный метод, обеспечивающий возможность сознательного и последовательного изучения органической эволюции.

Как и следовало ожидать, конкретный опыт показывает, что сознательный исторический подход к разработке биологических проблем имеет все преимущества, так как обычно сопровождается значительным повышением темпов и общей эффективности проводимых исследований. Но такой подход не пользуется в настоящее время достаточно широкой популярностью. Причина в том, что многие биологи хотя и изучают эволюцию (больше им нечего изучать раз они биологи), но не отдают себе в этом отчета, не делают из этого соответствующих методических выводов.

Весьма примечательно, что проблема историзма как ведущего принципа всей современной биологии в сущности не нашла должного отражения в материалах совещания по философии естествознания, с которыми связана настоящая статья. Это несомненный пробел в работе совещания, его биологической части. Если этот пробел может быть восполнен в какой-то мере изложенными выше соображениями и выводами, то мы будем считать нашу задачу выполненной.

Институт ботаники
Академии наук
Узбекской ССР,
Ташкент.

Н. Н. Давыдов и Ф. Х. Бахтеев. Русско-английско-немецко-французско-латинский ботанический словарь. Главная редакция иностранных научно-технических словарей. Физматгиз, 1960. Москва. 1 рубль 16 коп.

За последнее время все большее число ученых Нового Света начинает изучение русского языка, чтобы иметь возможность лучше использовать огромное количество русских книг и брошюр, поступающих из СССР. Для большинства из них это вполне

оправдано, чтобы не ждать длительное время появления перевода или рецензии в журнале. Но при слабом знании русского языка и наличии не особенно хороших словарей, иногда довольно трудно понять настоящее значение применяемых терминов. Отныне, по крайней мере для ботаников, задача эта решена с появлением нового многоязычного ботанического словаря, составленного Н. Н. Давыдовым, под редакцией Ф. Х. Бахтеева.

Книга эта представляет собой перечень ботанических терминов и названий растений, переведенных с русского на английский, немецкий и французский, а также на латинский, позволяющий быстрый перевод на любой или с любого из этих пяти языков. Таким образом, он получает гораздо более широкое применение, чем для перевода только одних русских терминов, и может также помочь, например, английским ботаникам, изучающим французский, немецкий или даже латинский текст. Согласно предисловию, подобный ботанический словарь публикуется в СССР впервые, и авторов следует поздравить с успешной работой.

Словарь содержит около 6000 ботанических терминов, из которых около 30% падает на названия растений. Подбор местных английских, немецких или французских названий растений несомненно был трудной задачей, и иногда в словаре встречаются редко используемые, не характерные названия. Но поскольку имеются и латинские названия, иногда полные видовые названия, а иногда лишь родовые названия, и во всех случаях даны названия семейств, то установление надлежащего наименования не представляет трудностей.

Названия диких видов даны преимущественно для растений флоры СССР,но включены в словарь также и названия многих культурных растений всего мира.

В отношении примерно 4000 специальных терминов приятно отметить, что они очень широко охватывают различные дисциплины ботаники, однако термины по экологии растений встречаются редко.

Естественно, что авторы стремились сделать книгу сжатой и дать для каждого русского термина по возможности только одно значение на других языках. Вследствие этого некоторые английские термины останутся неизвестны молодым ботаникам, не знающим латинского или греческого языков, знание которых было так полезно их старшим коллегам. Такие термины, как например grumous, hiant, irrorate, vittate and poecilophyllous, лучше было бы перевести более современными выражениями, как-то: lupmy (о корнях), gaping, sprinkled with dew, with bands or stripes,with various — colored leaves. К счастью, большая часть этих мало знакомых слов становится понятной при взгляде на соответствующее немецкое или французское их обозначение, или же их можно легко найти в словарях Оксфордском, Вебстера или других широко распространенных английских или американских словарях.

До сих пор мне не удалось найти в разбираемом нами словаре только английское значение для термина trullifolious, но поскольку сам ботанический словарь указывает, что слову trulliformis соответствует значение saucershaped, то не требуется много воображения, чтобы понять, что trullifolious означает with saucershaped leaves. Конечно, было бы лучше дать в словаре именно это выражение вместо устаревшего производного от латыни. Несомненно, в книге встречается целый ряд таких старомодных английских терминов, но их не настолько много, чтобы вызвать действительное неудобство, и обычно их можно расшифровать каким-нибудь обходным путем.

Бегло просматривая все английские термины, указанные в английском индексе, я обнаружила некоторые неправильности, например skiophyte вместо sciophyte, dicli вместо diclinism, induvia вместо induvium и другие, которые были пропущены самими авторами. Они отметили также около 25 слов, неправильно набранных на разных языках, и поместили в конце книги список опечаток. По отношению к общему числу слов эти опечатки совсем немногочисленны и не представляют серьезного недостатка.

Однако несколько отрицательных замечаний, сделанных нами, не должны затмевать другие прекрасные качества книги. Так, очень удачным является акцентировка русских слов и указание рода всех существительных на русском, немецком и французском языках, даже когда существительным предшествует прилагательное. Такие указания отсутствуют в некоторых распространенных и в других отношениях прекрасных русских словарях; они будут очень полезны студентам, пользующимся настоящей книгой.

Очень удачна также и необычная система нумерации каждого русского термина в основном словаре и использование ее в ясных и понятных английском, немецком, французском и латинском индексах, что позволяет легко найти необходимый термин на другом языке в соответствующем месте словаря. Именно эта система нумерации терминов делает использование книги универсальным, а не только приуроченным к интересам тех, кто хочет читать русский текст или переводить на русский язык. Любой читатель, скажем говорящий по-английски, желающий перевести французский, немецкий или латинский текст, может с полным успехом использовать эту книгу, даже если он совершенно незнаком с русским языком, его буквами или порядком его алфавита. Следующие строки могут служить примером принятой системы: ветка f (bough, branch, limb Ast m. Zweig m (branche f.) ramus.

Ботанический словарь издан в переплете, имеет удобный формат, хорошо отпечатан и очень легко читается, а главное — он удачно составлен и достаточно полон. Поэтому очень приятно рекомендовать эту прекрасную книгу всем коллегам в самом

широком понимании ботаники, и не только тем, которые непосредственно интересуются русской ботанической литературой. О книге Давыдова и Бахтеева можно сказать,что это действительно хорошее средство для международного сотрудничества.

Лёве.

Канада.

(Получено 28 III 1961).

Wladisław Szafer. Chronione w Polsce gatunki roślin. (Polska Akademia Nauk. Zakład Ochrony Przyrody. Wyd. popularnonaukowe, № 14) Krakow, 1958. (**Владислав Шафер.** Охраняемые в Польше растения. [Польская Академия наук. Институт охраны природы. Изд. Популярно-научное, № 14]. 108 стр. + X табл. фот., 1958. Краков. Тир. 8400 + 183. Ц. 19 злотых).

За последние десять лет это уже 3-е измененное и дополненное издание книги акад. Владислава Шафера, посвященной охране наиболее редких и интересных растений Польши, находящихся под защитой закона. Акад. В. Шафер — выдающийся ботаник и общепризнанный авторитет в деле охраны природы и в этой области у него неоценимые заслуги перед Польшей.

Все описываемые растения Шафер разбивает на две группы: растения, подлежащие абсолютной охране, и растения, охраняемые частично. Такая же группировка принята и в распоряжении министра леса и лесного промысла от 28 II 1957 о видовой охране растений. При описании растения автор дает его общую характеристику, систематические признаки, условия местообитания, мотивы для охраны. При описании деревьев отмечаются наиболее старые и интересные экземпляры. В тексте помещены рисунки почти всех описываемых видов, а для большей их части даны также карты географического распространения и приведена главнейшая польская литература.

В начале книги помещено «Распоряжение министра лесов и лесного промысла» от 28 II 1957 (узаконенное 23 III 1957) о видовой охране растений, согласно которого до 60 видов диких растений Польши подлежат полной охране. Их запрещается уничтожать, срывать, срезывать и выкапывать, продавать, приобретать, вывозить за границу в свежем и сухом виде (это не относится к растениям, выращенным на плантациях, вывоз и продажа их всякий раз осуществляется с разрешения Президиума Воеводского Совета, являющегося уездным консерватором природы). В отдельных случаях Президиумом Воеводского (уездного) Совета может быть дано разрешение на сборы и вывоз охраняемых диких растений для научных или педагогических целей или целей выращивания (воеводским консерватором природы) после получения на это санкции Воеводского комитета охраны природы или Института охраны природы Польской академии наук. Свыше 25 видов растений находится под частичной охраной. Их разрешается собирать в диком состоянии только на определенных территориях и в количествах, согласованных учреждением, заинтересованным в сборах, с Главным консерватором природы. Сборы могут производиться только лицами, которым это поручено, и тоже только по согласованию с воеводским консерватором природы.

В Польше охраняется около 600 отдельных старых и достопримечательных деревьев, объявленных «памятниками природы» в соответствующих постановлениях, принимаемых Президиумом местного Воеводского Совета (воеводского консерватора природы).

В «Определителе растений Польши» (1953 г.) охраняемые растения отмечены специальными знаками. Распоряжение от 28 II 1957 является дополнением к закону об охране природы от 7 IV 1949, по которому за несоблюдение и нарушение распоряжений, касающихся охраны растений, по статьям 28—33 уголовного кодекса налагается штраф до 3000 злотых или принудительные работы до 3 месяцев. Лицо, принявшее от браконьера охраняемые растения или помогавшее их продать или укрыть, подвергается штрафу до 1500 злотых или принудительным работам до 1 месяца. Отобранные растения и орудия конфискуются в пользу государства.

В конце книги (глава V) помещена дополнительная статья Яна Новака «Карательные санкции для лиц, совершивших проступки против закона по видовой охране растений». Новак разбирает существующие узаконения и приходит к выводу, что кары, налагаемые на нарушителей слишком мягки и не достигают своей цели. Автор рекомендует увеличить размер денежного штрафа, а в случаях, когда уничтожение растений приобретает массовый характер, рассматривать преступление как направление против охраны общественной собственности. Новак останавливается на важности привлечения к участию в охране и предупреждению нарушений широкой обществен-

ности. Обязанностью каждого сознательного гражданина является следить и не допускать, чтобы нарушитель безнаказанно мог совершать свое преступное дело.

В Польше абсолютной охране подлежат 5 видов деревьев: 1) Тисс (*Taxus baccata*). Распространен спорадично на всей территории Польши (за исключением самой восточной части страны, где проходит восточная граница ареала). Самый большой экземпляр тисса — возле Могильно (обхват 3.3 м, высота 12 м), второй по величине — в Гарботовцах, так называемый «тисс Рациборского» (обхват 2.7 м, высота — 11 м). Существует 18 резерватов для охраны тисса (Вецхлес, Чарне, Нова Весь, Гора Явор и другие). 2) Кедр (*Pinus cembra*). Татры. Ныне стал весьма редок. 3) Береза ойцовская (*Betula ojcovensis*). Растет в очень незначительном количестве в заповеднике Гамерни в долине р. Пронднка. Эндем польской флоры. 4) Берека (*Sorbus torminalis*). Редко в западной и южной частях Польши. 5) Рябина шведская (*Sorbus intermedia*). Изредка встречается в Поморье, где проходит южная граница ареала, самый южный пункт — Картуз.

Под абсолютной охраной находятся также 9 видов кустарников: 1) Косоджевина (*Pinus montana*). Представлена двумя близкими видами — горной сосной (*Pinus mughus*) и болотной сосной (*Pinus uliginosa* Neum.), растущими в виде стелющихся кустарников, высотой до 2.5 м. Первая сосна образует пояс стланика выше границы леса (1500—1800 м), вторая растет на высоких торфяниках Судет и Подгаля. 2) Степная или карликова вишня (*Cerasus fruticosa*). Резерват — на Вишной Горе возле г. Перемышля. Встречается не часто, преимущественно в юго-восточной части Польши. Растет на лёссе, мелу и известняках. 3) Волчье лыко (*Daphne mezereum*). Местами это растение еще обычно, но во многих местах сильно уничтожено, так как во время цветения обрывается для продажи в городах. Заповедан и другой вид дафны — *Daphne cneorum*. Всюду редок. 4) Клокичка (*Staphylea pinnata*). Редко в южной Польше. 5) Плющ (*Hedera helix*). Под охраной — дикий плющ, плодоносящий, с яйцевидными листьями. 6) Азалея понтийская или ружанечник (*Rhododendron flavum*). В Польше известен единственный пункт у с. Воли Жарчиской возле г. Лежайска. 7) Андромеда (*Andromeda calyculata*). Изредка в северо-восточной части Польши на торфяниках. 8) Жимолость или Вицекшев поморский (*Lonicera periclymenum*). Западная Польша.

Из травянистых растений абсолютной охране подлежат растения свыше 26 родов. Охраняются 3 вида папоротников (*Osmunda regalis*, *Matteucia struthiopteris*, *Phyllitis scolopendrium*), все 7 видов плаунов (разрешается только срезывать без ограничения спороносящие колоски для медицинских нужд, не вырывая всего растения), купальница (*Trollius europaeus*), орлик (*Aquilegia vulgaris*), *Aconitum* (10 видов), *Pulsatilla* (7 видов), *Anemone narcissiflora*, *Anemone silvestris*, *Adonis vernalis* (раньше обычный в южной и западной Польше, ныне стал очень редок вследствие уничтожения для медицинских целей), *Drosera* (3 вида), *Trapa natans*, *Dictamnus albus* (ныне известен лишь в двух пунктах — Грабовец под Буском и в Кулине под Влоцлавком), *Eryngium maritimum* (песчаные пляжи на Балтийском побережье), *Gentiana* (все 20 видов, за исключением *G. asclepiadea*, охраняемой частично), *Leontopodium alpinum* (эдельвейс, сильно уничтожен туристами и югасами, продающими его посетителям гор), *Arnica montana* (сохранилась только в Карпатах, Судетах и на северо-восточной низменности), *Carlina acaulis* (сильно уничтожена из-за обычая украшать ею стены помещений), *Carlina onopordifolia* (реликт, встречается очень редко в окрестностях Холма, Мехова и Пинчова), *Anthericum liliago* (редко в бассейне р. Нижней Одры), *Lilium martagon*, *Fritillaria meleagris* (растет только в окрестностях Щецина, Чарнкова и в долине р. Сан), *Leucoium vernum* и *Galanthus nivalis*, эти два растения сильно истреблены из-за их ранних весенних цветков, *Crocus scepusiensis* (Бескиды, Татры, в низменности возле Бохны и Бжеска), 3 вида ирисов — *Iris graminea*, *Iris sibirica*, *Iris aphylla* (только обычный *Iris pseudoacorus* не взят под охрану, за исключением его горных местонахождений), ковыли *Stipa joannis*, *S. capillata* (оба вида редко в южной части страны), *Orchidaceae* (все виды орхидей, за исключением обычных видов с красными цветками, как-то: *Orchis latifolia* и *Orchis incarnata*).

Растений, находящихся в Польше под частичной охраной, свыше 25 видов. Из лишайников частичной охране подлежат: *Cetraria islandica*, *Lobaria pulmonaria* (исчезающий лишайник, растущий на стволах старых деревьев, особенно буков), род *Usnea* (некоторые виды очень редки, например *U. longissima*, растущая в Карпатах на ветвях преимущественно елей, *U. ceratina* и др.). Частично заповеданы разные виды лишайников-эпифитов, растущих на деревьях, сбор их разрешается только на срубленных деревьях при обычных лесных разработках. Заповеданы *Polypodium vulgare*, *Nymphea alba* (сбор корневищ запрещен, сбор цветков ограничен, для сбора в медицинских целях автор рекомендует искусственное разведение), *Primula officinalis*, *P. elatior* (оба вида примул рекомендуется разводить искусственно), *Ribes nigrum* (сильно уничтожено вследствие большого спроса на экспорт), *Arctostaphylos uva-ursi* (Карпаты, Судеты Свентокшижские Горы, местами на равнине, рекомендуется искусственное разведение), *Atropa belladonna* (естественные запасы истощены и сейчас это растение приходится импортировать (для медицинских нужд необходимы искусственные посадки при ограничении сборов дикорастущих растений), *Asperula odorata*, *Centaurium umbellatum*, *Gentiana asclepiadea*, *Veratrum lobelianum*, *V. nigrum*, *V. album*, *Colchicum autumnale*

(сильно истребляется, нужны ограничения), *Convallaria majalis* (сборы дикого ландыша необходимо ограничить определенными местами, усилить искусственное разведение), *Carex arenaria* (на песчаных участках Балтийского побережья, в других местах встречается редко, необходимо ограничение сборов), *Hierochloë odorata* (рекомендуется разведение и ограничение сборов дикорастущего растения).

В конце книги приложены LX таблиц великолепных фотографий большинства охраняемых растений Польши, снимки выполнены разными лицами.

И. И. Бурчак-Абрамович.

(Получено 25 VII 1961).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

К 70-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ И 35-ЛЕТИЮ НАУЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ВИКТОРА НИКОЛАЕВИЧА ВАСИЛЬЕВА

Виктор Николаевич Васильев родился 18 октября 1890 г. в семье крестьянина в дер. Меденово Московской обл. После окончания экстерном мужской классической гимназии в г. Туле поступает на Естественное отделение Физико-математического факультета Московского университета, обучение в котором было прервано из-за ареста в 1914 г. и ссылки в Енисейскую губ. Революция освободила его из ссылки. В 1920 г. он поселился на Дальнем Востоке. Некоторое время В. Н. работал школьным сторожем, потом лесником; в 1922 г., после прихода во Владивосток Красной Армии, переехал на Сучанский рудник, где работал преподавателем в школе второй ступени, а в 1925 г. переехал во Владивосток, где также преподавал в школе второй ступени; в том же году он поступил на Лесной факультет Дальневосточного государственного университета, который окончил в 1930 г.



Исследовательскую работу В. Н. начал в 1921 г. в качестве коллектора. С 1928 г. он участвовал во многих научных экспедициях, преимущественно в различных районах Дальнего Востока. В 1928 г. по поручению Дальневосточного н.-и. института, во главе которого тогда стоял проф. В. М. Савич-Рычгорский, В. Н. работал в качестве геоботаника по р. Уссури между р. Хором и хребтом Хехцыр. В 1929 г. он участвовал, также в качестве геоботаника, в исследованиях Малого Хингана. В 1930 г. В. Н. вел научные исследования на Охотском побережье под руководством М. Д. Семенова-Тян-Шанского, а в следующем году, также в качестве геоботаника, он принимал участие в экспедиции НКЗ РСФСР в бассейне р. Тырмы. В 1932—1933 гг. В. Н. работал старшим геоботаником по изучению оленьих пастбищ в бассейне р. Анадыря; в 1936 и 1938 гг. производил геоботанические и флористические исследования на Охотском побережье и восточной части Якутии (бассейн рр. Алдана, Маи и Колымы), в 1941 г. участвовал в качестве геоботаника в эрозионном отряде АН СССР в Чувашской АССР, а в 1949 г. совершил поездку по Лено-Амгинскому водоразделу в Якутии. В 1950—1952 гг. В. Н. был начальником экспедиции по испытанию культуры чая на Дальнем Востоке. С 1945 по 1954 г. он состоял профессором Кафедры физической

географии в Ленинградском государственном педагогическом институте им. А. И. Герцена, работу в котором после перенесенного инфаркта пришлось прекратить.

В 1936 г. В. Н. защитил диссертацию на ученую степень кандидата биологических наук на тему: «Растительный покров Малого Хингана», а в 1939 г. — на степень доктора биологических наук на тему ««Флора Охотского побережья и ее происхождение». Обе диссертации он защитил в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (БИНе). В 1946 г. В. Н. Васильеву было присуждено ученое звание профессора. С 1934 г. и посейчас он работает в БИНе.

Первая печатная работа В. Н. Васильева вышла в 1935 г. (более ранние научно-исследовательские работы его остались в рукописях). К настоящему времени им опубликовано 108 печатных работ, не считая рукописей, сданных в печать и подготовленных к печати (еще 28 научных работ).

Несмотря на участие В. Н. во многих экспедициях в качестве геоботаника, «перевес» в его научной деятельности постепенно все более приобретают систематика и флористика, в которых им всегда развиваются интересные соображения, основанные на конкретном фактическом материале. В области систематики он уделяет особое внимание изучению родов *Betula* и *Trapa*, а также некоторым родам злаков — *Calamagrostis*, *Arctagrostis*.

Род *Trapa* В. Н. обработал в мировом масштабе. В этот труд он включил не только все ныне живущие виды, но и весь палеоботанический материал, имеющийся в разных мировых хранилищах.

Обширная работа В. Н., посвященная монографическому изучению *Trapa*, объемом около 40 печатных листов, представляет собою большую критическую сводку всего имеющего материала по этому роду, а также литературных источников, данные которых трактуются В. Н. в свете развиваемых им морфолого-систематических концепций по данному роду.

Второй род, которому он отдал много времени — это род *Betula*. Кроме ряда мелких статей по этому роду, он подготовил солидный труд «Березы Средней Азии и Казахстана».

В 1961 г. вышла отдельным изданием новая книга В. Н. — монография рода *Empetrum*, представляющая большой систематический и флористический интерес.

По злакам печатается его работа «Система рода *Calamagrostis*» и готовится к печати монография рода *Arctagrostis* Griseb.

В. Н. Васильев участвовал в подготовке ряда томов «Флоры СССР», ему принадлежат следующие обработки: т. XIII — роды *Desmodium*, *Lespedeza* и *Kummerovia*; т. XIV — род *Empetrum*; т. XV — род *Trapa*; т. XVIII — сем. *Oleaceae*; т. XIX — сем. *Polemoniaceae*; т. XXIX — роды *Hypochaeris*, *Achyrophorum*, *Urospermum*, *Helminthia*, *Leontodon*, *Picris*, *Atractilis*.

Во взглядах на вид и видообразование В. Н. является последователем взглядов В. Л. Комарова, развиваемых последним в его работах «Хвойные деревья Манчжурии», и «Флора Камчатки».

Однако В. Н. не признает теории миграций, развитой Морицем Вагнером, воззрения которого в свое время увлекли и В. Л. Комарова («Введение во флору Китая и Монголии»), как и многих других. Предубеждение против широкого развития миграций у растений высказывал еще Ч. Дарвин, касаясь работ Вагнера. Вообще прогрессивные взгляды о расселении растений, но не миграции целых флор или их комплексов, все более завоевывают умы биологов, особенно ботаников. В. Н. высказался против миграционной теории в статье: «Закономерности процесса смен растительности» (1946) и позже в ряде других статей.

В. Н. полагает, что флора и растительность расселяются постепенно, в связи с исторически изменяющимися факторами среды, занимая ниши, образующиеся в биосфере. Поэтому взгляды В. Л. Комарова, развиваемые им во «Введении к флорам Китая и Монголии», основанные на миграционной гипотезе, В. Н. не может принять в основу при рассмотрении видообразовательных процессов.

Отметим также, что В. Н. в своих флористических рассуждениях, касающихся процессов, развертывающихся на палеогеографической карте плейстоцена, отрицает существование покровного оледенения и не пользуется им для реконструкции флор, считая, что все известные факты могут быть легко объяснимы изменениями береговой линии морей и океанов. Эти взгляды обосновываются им в ряде статей: «Климатические условия Восточной Сибири в плейстоцене», «Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири», а также и в других статьях. Наиболее полно эти взгляды развиты им в работе: «Реликты и эндемы с.-з. Европы», включенной в IV выпуск «Материалов по истории флоры и растительности СССР», подготовляемый к выпуску в 1961 г.

В честь В. Н. Васильева описаны следующие виды: *Claytonia vassiljevii* O. Kusen., *Betula vassiljevii* Dylis, *Conioselinum victoris* B. Schichk., *Trapa vassiljevii* Kornilova, *Polemonium vassiljevii* Klok.

Самим В. Н. описаны десятки новых видов из различных родов, это главным образом виды *Arctagrostis* Griseb., *Calamagrostis* Roth, *Betula* L., *Trapa* L., *Empetrum* L. и виды некоторых других родов.

В последнее время В. Н. начал проявлять усиленный интерес к проблеме филогенеза, он принимает деятельное участие в Комиссии по филогении Всесоюзного ботанического общества и БИНа, входит в состав ее президиума. Задачей своей будущей деятельности в этом направлении он поставил исследование филогенетической природы так называемого «порядка» *Amentiflorae*, на самом деле являющегося конгломератом порядков различной филогенетической значимости. Работу эту он начал с изучения филогенеза сем. *Betulaceae*.

В. Н. активно участвует также в работе Комиссии БИНа по истории флоры и растительности, и входит в состав редакционной коллегии «Материалов по истории флоры и растительности СССР», начиная с III выпуска этого издания.

За последние годы В. Н. особенно много работает в области изучения растительных ресурсов.

В. Н. Васильев является редактором многих изданий, он ответственный редактор таких крупных изданий, как III выпуск «Материалов по истории флоры и растительности СССР» (совместно с М. М. Ильиным) и IV выпуск этого издания, подготовленный им к печати (совместно с А. И. Толмачевым), он ответственный редактор некоторых томов «Трудов» БИНа АН СССР, серия 5, и II тома сборника «Растительное сырье». Он также является ответственным редактором подготовляемого к печати II тома сборника «Полезные растения СССР», посвященного в основном злакам, а также порядку *Helobiae*.

Приводим дополнительный список 69 научных работ В. Н. Васильева, опубликованных в 1939—1961 гг. (ранее опубликованные — в «Словаре русских ботаников» С. Ю. Липшица, т. II, 1947 г.).

1939

У источника «Горячие ключи». Газ. «Сов. Колыма», 4 II, № 28 (920).

1943

Б. П. Колесников и И. А. Перфильев. Новая кустарниковая береза Сихотэ-Алиня (Betula Komarovii sp. nov.). Бот. журн. СССР, № 2 : 83—84, рецензия.

1946

Закономерности процесса смены растительности. «Мат. по ист. фл. и растит. СССР, т. II.

Глава «Растительность». В кн. А. И. Соловьева «Курильские острова». Изд. II.

1947

Chaney R. W., C. Condit, D. J. Axelrod. Pliocene Floras of California and Oregon. 1944. Бот. журн., № 3, рецензия.

К систематике и биологии рода *Trapa* L. Сов., бот., № 6.

Род *Lespedeza* Mchx. «Флора СССР», т. XIII.

Род *Kummerovia* Schindl. «Флора СССР», т. XIII.

Род *Desmodium* Desv. «Флора СССР», т. XIII.

1948

К систематике и географии рода *Atropis* (*Puccinellia*) на Дальнем Востоке. Бот. матер. герб. БИН АН СССР, т. XI : 48—51.

Инструкция для сбора гербарных образцов рода *Trapa* L.

Происхождение дальневосточных дубрав. Уч. зап. Пед. инст. им. А. И. Герцена.

Дылис Н. В. Сибирская лиственница. Изд. МОИП, 1947. Бот. журн. СССР, № 4, рецензия.

Колесников Б. П. К систематике и истории развития лиственниц секции *Pauciseriales* Patschke. Матер. по истор. флоры и растит. СССР, II. 1946. Бот. журн., № 4, рецензия.

Род *Empetrum* L. «Флора СССР», т. XIV.

1949

Род *Trapa* L. «Флора СССР», т. XV.

Kummerovia stipulacea (Maxim.) Makino. Список раст. герб. фл. СССР, т. XI.

Empetrum nigrum L. (s. l.). Список раст. герб. фл. СССР, т. XI.

Betula lanata (Rgl.) V. Vassil. Список раст. герб. фл. СССР, т. XI.

Betula montana V. Vassil. Список раст. герб. фл. СССР, т. XI.

Lespedeza hedysaroides (Pall.) Kitag. Список раст. герб. фл. СССР, т. XI.

Maackia amurensis Rupr. et Maxim. Список раст. герб. фл. СССР, т. XI.

1950

Таксономическое значение вегетативных и генеративных органов рода *Trapa* L. Бот. матер. герб. БИН АН СССР, т. XIII.

К систематике вейников во флоре СССР. Бот. мат. герб. БИН АН СССР, т. XIII : 48—56.

Новый вид кустарниковой березы из Якутии. Бот. матер. герб. БИН АН СССР, т. XIII : 60—62.

Новый вид пушицы во флоре СССР. Бот. матер. герб. БИН АН СССР, т. XIII : 57—59.

Культура чая в Приморье. Газ. «Красное Знамя», 15 IX.

Дальневосточные ели секции *Omorica*. Бот. журн., № 5.

Род *Empetrum* L. «Флора Белоруссии», т. III.

Род *Trapa* L. «Флора Белоруссии», т. III.

1951

Происхождение лиственничных лесов южного Приморья. Бот журн., № 4.

1952

Новые ископаемые виды *Trapa* L. Бот. журн., № 2 : 226—230.

Новый вид плауна во флоре СССР. Бот. матер. герб. БИН АН СССР, т. XV : 25—27.

К систематике рода *Luzula* DC. Бот. матер. герб. БИН АН СССР, т. XV : 39—45.

Заметки по систематике и географии рода *Polemonium* L. Бот. матер. герб. БИН АН СССР, т. XV : 214—228.

Сем. *Oleaceae* Benth. et Hook. «Флора СССР», т. XVIII.

1953

Polemoniaceae DC. «Флора СССР», т. XIX.

Один выпуск (50 этикетов). Список растений герб. фл. СССР, т. XII.

1954

Новые виды регнерии северо-востока Азии. Бот. матер. герб. БИН АН СССР, г. XVI : 56—58.

Вид как явление географическое. Бот. журн., № 4 : 380—393.

Ископаемые виды рода *Trapa* L. В кн. В. И. Баранова «Третичные флоры». Уч. зап. Каз. гос. унив., Ботаника, т. 114, кн. 4.

1955

Новый вид рдеста из Анадырского края. Бот. матер. герб. БИН АН СССР, т. XVII : 45—46.

Новые виды рода *Arctagrostis* Griseb. Бот. матер. герб. БИН АН СССР, т. XVII : 47—56.

Новые виды рода *Picris* L. Бот. матер. герб. БИН АН СССР, т. XVII : 455—460.

А. И. Толмачев. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. 1954. Бот. журн., № 5 : 743—747, рецензия.

Druh ake geograficky jav. Sov. lesnictv; a drevarsky prumysl, № 2 : 105—115.

Климатические условия Восточной Сибири в плейстоцене. Тр. Ком. по изуч. четвертичн. периода, XII : 22—53.

Выступление на совещании. Тр. Ком. по изуч. четвертичн. периода, XII : 139—140.

Основные итоги работ по испытанию культуры чая в Приморском крае и на Южном Сахалине. Сб. «Вопросы развития культуры чая в новых районах СССР» : 147—154.

1956

Растительность Анадырского края.

Ботанико-географическое районирование Восточной Сибири. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. инст. им. А. И. Герцена. т, 116.

1957

Ископаемый водяной орех из Южной Якутии. Сб. памяти А. Н. Криштофовича.

К истории флоры и растительности Центральной Якутии. Землеведение, т. IV.

Флора и палеогеография Командорских островов.

Г. И. Карев. Корма и пастбища северного оленя. 1956. Бот. журн., № 10, рецензия.

Новый вид березы из Средней Сибири. Бот. матер. герб. БИН АН СССР, т. XVIII.

Дизъюнктивные и сплошные ареалы. Бот. журн., № 5.

1958

Рецензия на рецензию К. П. Соловьева и А. А. Цымек. Бот. журн., № 6.

Как писать русское название рода *Larix*? Бот. журн., № 8 (совместно с А. Толмачевым, М. Ильиным и Ал. Федоровым).

Байкало-Саянская область как один из позднейших главных центров формирования рода *Betula* L. Тр. инст. леса АН СССР, т. XXXVII.

Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири. Матер. по ист. флоры и растит. СССР, т. III.

Заметки по систематике рода *Betula* L. Бот. матер. герб. БИН АН СССР, т. XIX.

1960

Водяной орех и перспективы его культуры в СССР. Научно-попул. серия.

Sh. Miki. On the systematic position of *Hemitrapa* and some other fossil *Trapa*. The Paleobotanist, v. I. Lucknow, 1952.

Sh. Miki. Evolution of *Trapa* from ancestral *Lythrum* througn *Hemitrapa*. Proceed. of the Japan Academy, V, XXXV, № 6, Tokyo. 1959. Бот. журн., № 5, рецензия.

Das System der Gattung *Calamagrostis* Roth. Feddes Repert. 3 Heft., Bd. 63.

А. А. Абдурахманов. К систематике рода *Fraxinus* L. ДАН УзбССР, № 7, 1959. Бот. журн., № 7, рецензия.

Новое о *Betula litwinowii* Doluch. Бот. журн., № 11.

М. М. Ильин (к 70-летию со дня рождения и 45-летию научной деятельности). Бот. журн., № 11. Совместно с В. Л. Некрасовой.

1961

Род *Empetrum* L.

Книги, вышедшие под редакцией В. Н. Васильева

Совещание по растительным ресурсам СССР (тезисы докладов), 1954. Растительное сырье СССР, II.

Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. III, 1958. Редактура совместно с М. М. Ильиным.

М. М. Ильин. Проблемы филогении и филогенеза. Брошюра, 1960.

Труды Ботанического института АН СССР. Серия V, т. 7, 1961.

М. М. Ильин.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 24 IV 1961).

СОДЕРЖАНИЕ ТОМА 46 (1961)

II. В ПОМОЩЬ НАРОДНОМУ ХОЗЯЙСТВУ СССР

III. МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

IV. ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

V. КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

VI. КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

VII. ИСТОРИЯ НАУКИ

VIII. ПОТЕРИ НАУКИ

IX. ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

X. НАУКА ЗА РУБЕЖОМ

XI. IX МЕЖДУНАРОДНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ КОНГРЕСС

XII. БОТАНИЧЕСКИЕ ПУТЕШЕСТВИЯ

XIII. ХРОНИКА

XIV. ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

XV. НАМ ПИШУТ

VOL. XLVI NO 12

DECEMBER 1961

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

К АВТОРАМ

Редакция «Ботанического журнала» просит авторов строго придерживаться объема, установленного для статей, присылаемых в журнал. Объем рукописей оригинального плана не должен превышать 20 страниц машинописного текста (включая «Литературу»), объем кратких сообщений — 8—10 стр.; статьи обзорного характера, рецензии, хроника и персоналии также должны быть максимально сжатыми.

Необходимость строгого ограничения объема статей диктуется избытком рукописей, поступающих в портфель журнала — приток статей все более превышает возможности их опубликования. Редакция будет вынуждена возвращать авторам рукописи, превышающие принятый объем, до их рассмотрения.

Попутно Редакция напоминает, что рукописи должны присылаться в двух экземплярах, фотографии — непременно в 2-х экземплярах на глянцевой с накатом бумаге без сетки (не сатинированной).

Редакция желает авторам «Ботанического журнала» новых творческих успехов в наступающем 1962 году.

Редакция.

Подписано к печати 29/XI 1961 г. М-06387. Бумага $70\times108^1/_{16}$. Бум. л. $4^1/_8$. Печ. л. $8^1/_4=11.30$ усл. печ. л. + 2 вкл. Уч.-изд. л. 13.65. Тираж 3035. Заказ 345.

1-я тип. Издательства Академии наук СССР. Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12